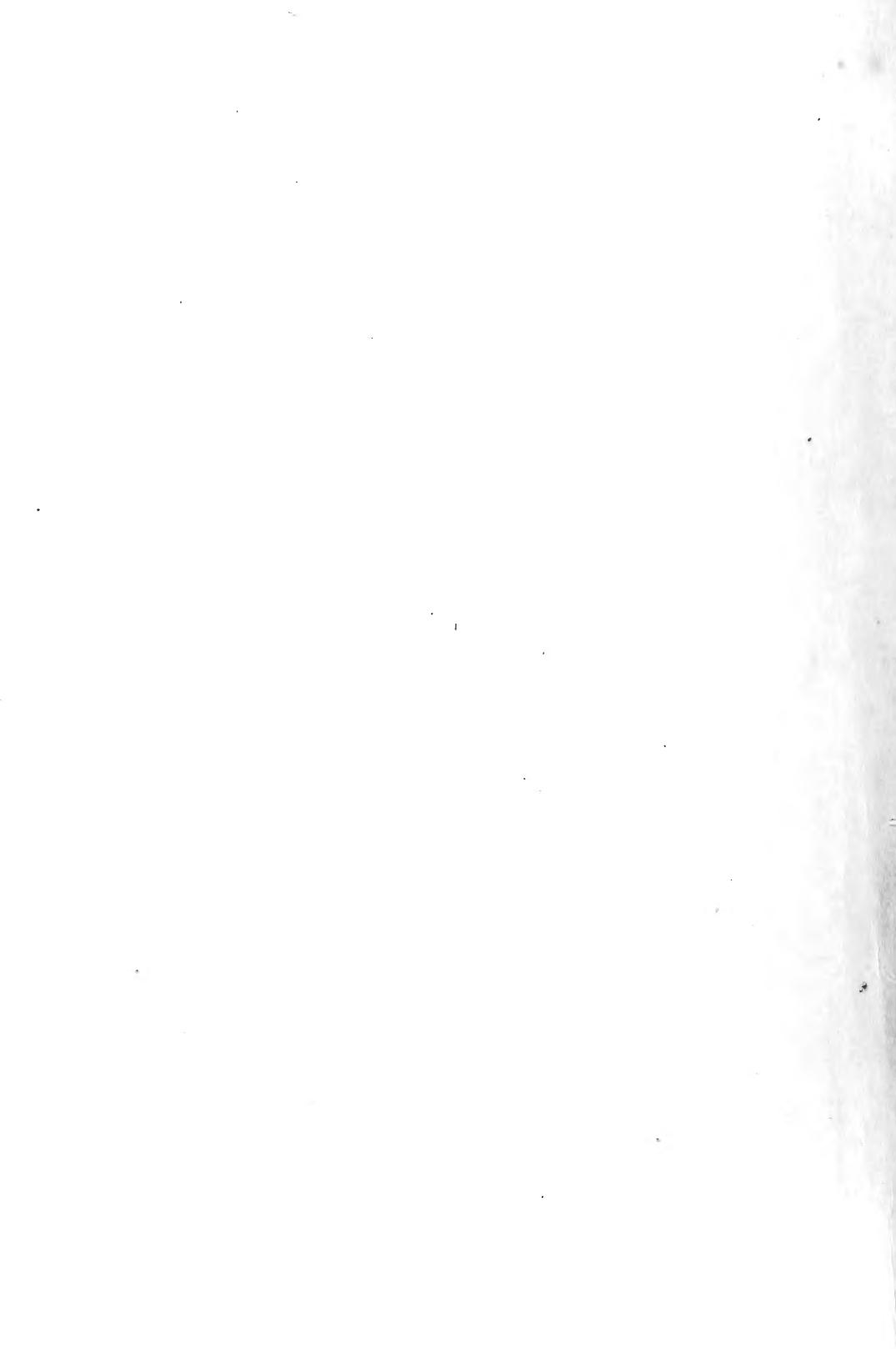


# 地植物学

П.Д. 雅罗申科

科学出版社







58.856  
674

# 地 植 物 学

(基本概念、方向和方法)

П. Д. 雅罗申科著

傅子禎譯



科 学 出 版 社

1966

中科院植物所图书馆



S0005028

6616067

П. Д. Ярошенко  
Геоботаника  
(Основные понятия, направления и методы)  
Изд. АН СССР, 1961

### 內容簡介

本书是作者以其1953年出版的《植被学說原理》为基础进行全面改写而成。作者在编写本书中不但总结了自己的研究成果,还综合了大量的文献,对地植物学领域内各个問題,例如:植物群落的特征、生态、分类和动态;群丛,植被类型,不同植物群落的相互影响,植物群聚的分布规律,生物群落学和生物地理群落学的一些基本問題,实验群落学的基本方向,地植物学的研究方法,等等,作了全面而詳尽的論述,同时还介绍了世界地植物学各学派的观点、理論和研究方法等,并提出了自己很多独到的见解。本书是培养干部的一部良好参考书。可供植物生态学、地植物学及林学等工作者以及高等院校有关师生的参考。

### 地 植 物 学

〔苏〕П. Д. Ярошенко著

傅子禎譯

序

科学出版社出版

北京朝阳門內大街 117 号

北京市书刊出版业营业許可証出字第 061 号

上海新华印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店經售

\*

1966年3月第一版

开本: 787×1092 1/18

1966年3月第一次印刷

印张: 23 2/9 插页: 1

印数: 0001—1,750

字数: 543,000

统一书号: 13031·2216

本社书号: 3367·13-8

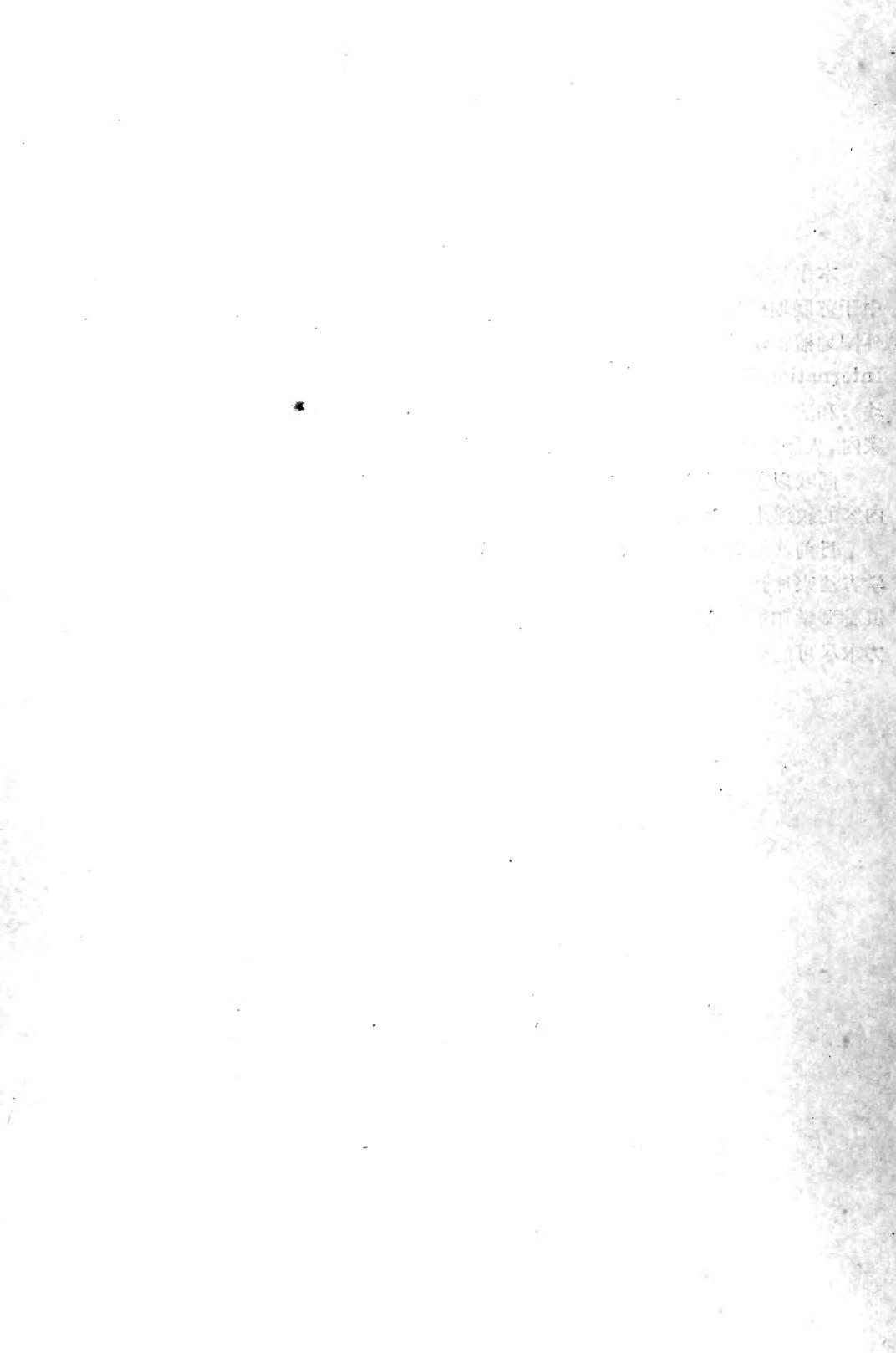
定价: [科六] 2.90 元

## 作 者 的 話

本书是对地植物学各种最主要成就进行分析性概括的一个尝试。主要注意力集中于苏联地植物学，然而，作者也力求不漏过最近10—15年来取得相当显著成就的外国地植物学见解。外国地植物学分裂为两个基本学派：SIGMA主义（Station Internationale de Geobotanik Mediterranee的縮写）（其中心现在是法国蒙彼利埃），和演替頂极学說（即当时在美国内布拉斯加州盛行的那种形式）。虽然在很多国家內，人們仍然沒有充分了解苏联地植物学，但最近科学联系正在加强。

同我以前出过两版（1950年和1953年）的那一部綜合性著作比較起来，本书在內容的叙述上更为詳尽和客观。

目前就地植物学的发展來說，首先应当反映在：采用生物化学方法和生物物理学方法来加强实验研究，使地植物学制图和区划更加充分为国民经济服务，进一步发展林型学和草场类型学，使地植物学家参加改造植被，等等。在編著本书的时候，我力求尽可能充分注意到这一切要求。



# 目 录

作者的話	iii
第一章 地植物学及其任务。地植物学簡史	1
第一 节 植物群落是地植物学的基本对象	1
第二 节 地植物学的起源	2
第三 节 十九世紀末期和二十世紀初期的地植物学*	5
第四 节 地植物学在苏联和其他国家中的发展	13
第五 节 地植物学研究工作的国民經濟意义	28
第二章 群落內各植物間相互作用的基本特点	30
第三章 植物群落的特征	41
第一 节 种类組成	41
第二 节 植物之間的数量相互关系和质量相互关系	43
第三 节 成层现象	46
第四 节 鑲嵌性	47
第五 节 外貌、生活型和周期性	53
第六 节 层片性	56
第七 节 生境特征	60
第四章 植物群落的生态	61
第一 节 生态因素及其对植物群落的影响。各种生态因素的相互作用、 相互置換及其范围	61
第二 节 主要和次要的生态因素	63
第三 节 生态因素的物理性质和生理性质	66
第四 节 指示植物学說及其与生态因素替代性的联系	66
第五 节 生态替代(同等重要)生境和生态替代群落的問題	72
第六 节 植物群落对土壤和气候的影响	73
一、对太阳辐射的影响	74
二、对土壤湿度的影响	75
三、对土壤温度的影响	76
四、对空气温度的影响	77
五、对空气湿度的影响	77
六、对降水的影响	78
七、对风的影响	79
八、对蒸发的影响。植被的蒸騰	80

九、植物群落对整个气候的影响.....	83
十、植物群落对整个土壤的影响.....	84
<b>第五章 群丛 .....</b>	<b>89</b>
第一 节 各个不同的地植物学学派对群丛的解释.....	89
一、苏联学派.....	89
二、瑞典学派.....	98
三、植物区系学学派.....	99
四、外貌生态学(苏黎世)学派.....	102
五、英美学派.....	103
第二 节 群丛的命名 .....	107
<b>第六章 植物群落的高级分类单位 .....</b>	<b>110</b>
<b>第七章 不同植被类型中植物群落分类的特点 .....</b>	<b>117</b>
第一 节 林型学历史.....	117
第二 节 林型以及作为森林生长条件指标的地位級 .....	118
第三 节 苏卡乔夫的生态植物群落学系列 .....	119
第四 节 林型和林組。苏卡乔夫的林型概括方案.....	121
第五 节 阿列克謝耶夫-波格列布尼亞克的林型系統 .....	123
第六 节 1950 年全苏林型学会議后的林型学在苏联发展的若干特点 .....	127
第七 节 佐伊約米的林型学研究工作 .....	129
第八 节 伊瓦什介維奇-柯列斯尼科夫林型学派 .....	132
第九 节 艾欣格的林型学派 .....	136
第十 节 1954 年世界森林會議和 1956 年牛津森林會議上的林型学 問題 .....	139
第十一节 某些其他植被类型中的植物群落分类 .....	140
一、草甸植被的分类.....	140
二、草甸植被型同草原植被型及蕪原植被型的关系.....	151
三、草原植被的分类.....	154
四、沼泽植被的分类.....	163
<b>第八章 植物群落的动态 .....</b>	<b>169</b>
第一 节 季节性变化.....	170
第二 节 逐年变化 .....	172
第三 节 局部演替 .....	174
一、成型群落局部演替的各个不同类型.....	181
二、小群落的演替.....	184
第四 节 区域植被的一般演替和历史 .....	189
第五 节 植物群落的演化 .....	197
第六 节 統一植被发育过程 .....	205
<b>第九章 不同植物群落的相互影响 .....</b>	<b>210</b>

第十章 植物群聚的地域分布规律 .....	222
第一节 植被的水平带和垂直带 .....	223
第二节 自然水平带和垂直带的长期移位 .....	229
第三节 植被和区域地形 .....	235
一、預兆法則 .....	235
二、山区地形对植物群落分布的影响 .....	236
第四节 植被和区域地貌 .....	238
一、河谷的形成 .....	239
二、风化作用和侵蝕活動 .....	242
三、湖海活動 .....	245
四、冰川活動 .....	246
五、风的活動 .....	247
六、火山活動 .....	250
七、风化作用特殊形式的活動 .....	251
八、生物起源的地形类型 .....	252
九、人为起源的地形类型 .....	253
十、植被和小地形起源 .....	253
十一、植被分布与当地地貌构造的关系的图表 .....	255
第十一章 地植物学、生物群落学和生物地理群落学 .....	256
第一节 生物群落学的基本問題 .....	256
一、生物群落学的历史 .....	256
二、生物群落的形态 .....	258
三、生物群落的动态 .....	259
四、生物群落中的营养相互关系 .....	268
五、昆虫和花的相互关系 .....	270
六、生物群落中的其他相互关系 .....	271
七、生物群落的地理 .....	272
八、生物群落的分类。栽培生物群落 .....	275
第二节 生物地理群落 .....	276
第十二章 地植物学和景观学 .....	284
第十三章 实驗地植物学的基本方向 .....	294
第一节 混合和單純的播种和栽植的試驗 .....	294
第二节 借助于把非群落固有的植物栽植或加播于群落中或者把群落某些成分从群落中除去的方法来破坏群落的組成和結構 .....	305
第三节 环境的人为变化 .....	308
第四节 栽培植物群落的研究 .....	312
第十四章 最主要的地植物学研究方法 .....	316
第一节 样地和記名点数样方的建立 .....	316
第二节 样地和記名点数样方的描述 .....	318

一、植物群落种类組成的觀測	318
二、多度	318
三、优势度	319
四、頻度	323
五、聚生度	325
六、生活强度	325
七、成层現象	325
八、镶嵌性(小群聚)	326
九、周期性	327
十、外貌	329
十一、生境的特征	330
十二、样地全面描述的表格	336
第三 节 剖面綫的描述	340
第四 节 植物群落的根系的研究	340
第五 节 植物气候的研究	343
第六 节 地植物学中的化学方法和生理方法	344
第七 节 地植物学中的生物物理方法	345
第八 节 野外地植物学調查資料的整理	347
一、恒有種和群落最小面积的概念	348
二、群丛表现面积和群丛片段	349
三、相同度系数	349
四、相似度系数	351
五、种的飽和度	354
六、小群聚描述的整理	354
七、植物群落的季节性动态的描述	356
八、植物群落局部演替的观察	358
九、有关植物群落的历史和演化的結論	361
第九 节 地植物学制图和区划	361
第十 节 各个不同植被类型的研究的特点	365
一、荒漠和半荒漠植被	366
二、草原带植被	368
三、森林植被	370
四、沼泽植被	371
五、水生植被	372
六、草甸植被	373
七、极北区的植被	376
八、佛利干那状植被、悬崖植被和陡坡麓积物植被	377
九、栽培植被	378
第十五章 地植物学在改造苏联大自然中的作用	380
参考文献	387

# 第一章 地植物学及其任务。地植物学簡史

## 第一节 植物群落是地植物学的基本对象

地植物学从事研究植物群落以及由植物群落形成的植被。植物群落是由一些植物构成的一个总体，这些植物占据着一定的地段，它们同环境发生相互作用，并通过环境而彼此发生作用。群落本身创造特殊的环境，而这个特殊环境就成为群落的不可分割的组成部分。群落的环境在群落生活活动过程中经常在发生变化，并且由于这种变化而引起构成该群落的那些植物在组成方面和分布方面的变化。

B. B. 阿略兴 (Алехин, 1935 及其他) 把植物群落仅仅认为是具有自己复原能力的相当稳定的植物组合，例如，草原带撂荒地上正在自己复原的草原植物群落。B. B. 阿略兴把尚未具有自己复原能力的一切不十分稳定的组合，叫做群聚，而不是植物群落。例如，他并不认为在砂地上形成的植丛的最初丛生阶段、栽培植被等等，是植物群落。可是，大多数地植物学家遵循上述的定义，认为植物群落和植物群聚是同义语。正象 B. H. 苏卡乔夫 (Сукачев) 所强调指出的，甚至连清除杂草的一片大田作物，也同样是植物群落。

群落内各个植物之间的一切毫无例外的相互关系，都是通过环境而实现的。甚至象各个植物由于枝、叶、根而引起的相互挤压那样的纯粹机械相互关系，也不可避免地在这些植物同它们周围的空气环境和土壤环境之间的物质交换方面，引起一定的变化。换句话说，机械挤压(甚至这种挤压同遮阴毫无关系)也必然在某种程度上影响到光合作用、呼吸、蒸腾以及从土壤中的物质吸收。机械挤压也影响到植物的生长以及植物各发育期的通过(从幼苗状态到开花和结实)，而生长和发育本身又同物质交换有密切联系。植物同周围环境的关系，比动物具有较被动的特征。这是因为与大多数动物不同，典型的植物没有主动移动位置的能力。

在象植物彼此遮阴、菌根(即高等植物与真菌共生)、细菌根等等那样的现象中，各个植物的相互关系要通过周围环境来实现，就更加显著了。

群落并不是一些个体的简单总和，而是具有自己特殊性质的一个整体。从这个观点看来，不但可以说，构成该群落的各个植物同土壤气候环境发生相互关系，并通过环境而彼此间发生相互关系，而且可以说，各个不同群落也发生相互关系。此外，无论把植物群落比拟作有机体和比拟作人类社会，都是不正确的。植物群落是非常特殊的总体：它不是有机体，也不是机械，也不是社会单位。按照 B. H. 苏卡乔夫 (1957 6) 的定义，“植物群落是一个实验室，其中进行着物质和能量的积累和转换”(第 15 页)。植物群落按照自己的特殊规律生活和发育。群落和环境相互作用的全

面研究，以及人类对这些相互作用的干涉，并主动改变它们以服从国民经济的利益，就是地植物学的主要任务。可以区分出群落的内部环境和外部环境。群落的内部环境是群落的不可分割的部分，因为它在很大程度上是由群落本身在其生活活动过程中造成的：内部环境首先是指群落所固有的土壤和特殊的内部气候（植物气候）。但是，除了这个环境以外，还有外部环境，这个外部环境当然也可能在某种程度上受到该植物群落的影响，但却经常在更大程度上受到同该群落没有直接联系的其他因素的影响。例如，从远方到达的冷气流或暖气流，河水氾滥，昆虫、啮齿类和其他动物的集体迁移，以及人类活动，都属于上述的因素。可是，这里必须强调指出，在内部环境和外部环境之间划一条显然的界限不但是不可能的，而且在群落同外部环境的相互联系过程中，外部环境的个别成分转变为群落的内部环境，相反地，群落内部环境的个别成分也不断转变为外部环境。例如，河水氾滥周期性地浸湿土壤，因而改变群落的内部环境，另一方面，群落本身不可能不影响到水流速度，不可能不影响到由河水搬运来的细土粒的沉积情况，等等。如果再考虑到很多群落的总体，就是说，再考虑到整个区域的全部植被，那末，大家知道，植被也可能对河水氾滥的产生本身发生极强烈的影响，可能抑制河水氾滥的急剧性，等等。

## 第二节 地植物学的起源

地植物学起源于较一般的科学——植物地理学——的内部，后来作为一门独立科学从它分出来。可是，如果说，植物地理学作为一门科学而形成，要从 1805 年洪保德 (A. Humboldt) 的《植物地理学概念》一书出版时算起，那末，我们在十八世纪科学家的著作中，就已经找到后来无论对整个植物地理学和地植物学的发展都发生不少影响的一些个别论点。这里所指的是 M. B. 罗蒙诺索夫 (Ломоносов) 关于黑土起源于植物残体腐败的意见，布丰 (G. Buffon) 关于森林中的树种演替以及光照和遮阴对这个过程的影响的意见，维尔德诺夫 (C. Willdenow) 关于甚至为自然植物群拟定“associace”这一名称的意见，等等。可是，运用专门的地植物学方法而进行的工作，是在十九世纪上半期才开始出现的。希尔 (Heer, 1835) 发表的瑞士格拉罗斯州植被描述，可以认为是上述最初研究之一。在这部著作中，已经划分和描述各个不同的植物群落。

在俄国，“阿斯坎尼亚诺瓦”领地管理員季茨曼 (Тицман) 1837 年进行的工作，是更加详细的类似研究。季茨曼在研究草原植被时，不但描述样地，而且描绘植物在土壤上的盖度，并且第一次运用剖面线绘图。另一个研究者，麦利托波尔县的移民柯尔尼斯 (Корнисс)，也在 1840 年研究草原时利用季茨曼的方法，并且第一次运用草群重量分析法。季茨曼和柯尔尼斯的著作曾由俄国科学院发表，但长期没有被人注意<sup>1)</sup>。可是，这仍然仅仅是偶然的研究。地植物学作为一门科学而产生，在俄国应当从十九世纪六十年代算起。那时候，资本主义摧毁了旧的封建农奴制度的基础，正在蓬勃发展。六十年代标志着象 Д. И. 门德列耶夫 (Менделеев)、К. А. 季米里亚捷夫

1) 参阅 B. B. 阿略兴 (Алексин, 1931) 和 M. B. 马尔科夫 (Марков, 1952) 的论文。

(Тимирязев)、И. М. 謝切諾夫 (Сеченов)、B. O. 和 A. O. 柯瓦列夫斯基 (Ковалевский) 兄弟、И. И. 梅契尼科夫 (Мечников) 等人那样伟大的科学家的活动的开端。当时的俄国唯物主义哲学家 A. И. 赫尔岑 (Герцен)、Н. Г. 车尔尼舍夫斯基 (Чернышевский)、Д. И. 皮薩列夫 (Писарев) 等人，以及 1859 年发表的达尔文的著作《物种起源》，都对俄国科学发展发生显著的影响。

在当时的第一批俄国地植物学家中，必须指出 Φ. И. 鲁普列赫特 (Рупрехт) 院士以及曾经一个时期是他的同事而后来担任基辅大学教授的 И. Г. 波尔萧夫 (Воршов)。

资本主义的发展刺激人们组织广泛的科学考察队，以寻找新的原料资源和新的销售市场。波尔萧夫是其中一个考察队的参加者，这个考察队是科学院 1857—1858 年在咸海沿岸和锡尔河流域组织的。鲁普列赫特是这个考察队的组织者之一。搜集的材料使波尔萧夫有可能在 1865 年发表《咸海里海边区植物地理学资料》。在这个第一部巨大的地植物学著作中，我们仍然没有发现“地植物学”这一术语本身，甚至也没有发现“植物群落”、“植物群系”等等术语。可是，波尔萧夫在对咸海里海低地整个植物区系划分成的各个区域“植物区系”进行描述时，不是把这些区域植物区系理解为别的，而是理解为植被单位；他区分出下列的区域：针茅草原，粘土荒漠，盐荒漠，砂丘地。在针茅草原区域的范围内，波尔萧夫又划分出下列的植物区系：草本草原，石质草原，粘土砾石草原。正象波尔萧夫的传记作者和宣传者 В. Б. 索恰瓦 (Сочава, 1945 в) 所指出的，波尔萧夫的这些植物区系是“植物群系的现代观念的萌芽”，就是说，是植物群聚一定类型的现代观念的萌芽。波尔萧夫认为这些植物区系的特征是它们同气候土壤条件的密切相互作用，而且特别宝贵的，是他是在历史形成过程中研究这些植物区系的。

在波尔萧夫著作出现后一年，鲁普列赫特的著名著作《黑土的地植物学研究》 (Рупрехт, 1866) 发表了。在这部著作中，鲁普列赫特第一次提出“地植物学”这一术语，并把它理解为关于植被和环境的相互联系的学说。鲁普列赫特仍然没有谈到植被的小单位——植物群落；他观察整个植物带和景观（即他所说的植物区系），而首先是观察整个黑土草原。

鲁普列赫特不但把草原的历史同黑土作为特殊草原土的形成的历史联系起来，而且联系得更加广泛，就是说，把草原的历史同当地的地质历史联系起来，把地植物学理解为地质植物学。例如，他不但确定了俄罗斯平原草原植被的分布同黑土分布的联系，而且把草原植被的分布同漂砾的南界联系起来，并推测这些漂砾是由海水沉积的，而不是由冰川覆盖物沉积的。

波尔萧夫和鲁普列赫特的著作，在俄国是在植物地理学作为关于植物地理分布规律的科学的基础上发展起来的最初的地植物学研究。

在外国，地植物学从植物地理学中分出成为一门特殊的科学部门，也象在俄国那样，是在十九世纪中叶开始的。瑞典冰川学家波斯特 (Hampus von Post) 在 1851 年和 1856 年发表了一些著作；在这些著作中，他注意到，同一些植物种能够在土壤和气

候条件相当不同的地点上生长。可是,这些植物分布的分析表明,在不同的地点,它们以不同的数量出现。坡斯特由此作出论断,植物群(группа растений)作为具有一定完整性特点的总体是存在的。

在具有方法论意义的最初一些地植物学研究中,应当指出奥地利植物学家罗伦茨(Lorenz, 1858)关于萨尔茨堡高位山地(高山前部)沼泽的著作。该作者不但描述整个沼泽植被,而且也描述由沼泽植被划分成的各个小的群聚,这些小的群聚相当于我们所接受的小群聚或小群落的概念。罗伦茨的另一部著作也是值得注意的。罗伦茨在现在南斯拉夫领土上的滨海城市阜姆担任中学教师的时候,写完了《克罗阿地亚的喀斯特山地造林和熟化条件概要》(Lorenz, 1860)。在这部著作中,他简单地描述了下列几个不同植被类型的特征:草甸,灌丛,等等,但最具有独创性的是附在该著作中的《里布尔尼(克罗阿地亚)滨海区域》的《文化地图》(按照该作者的叫法)。图上标明海拔高度、岩石、野生植被类型和在人类参加下形成的植被。他划分三个植被带:(1)齐墩果植被带,(2)櫟-桦植被带,(3)山毛榉-冷杉植被带。

另一个奥地利科学家克尔纳(Kerner, 1863)的著作《多瑙河地区植物的生活》,对地植物学的发展有重大的贡献。在这里,他利用洪保德所划分的植物生活型(生物外貌型),把植被划分为一些群系,并对每一群系作了相当详细的描述。

捷克植物学家克里卡(Krika, 1948, 1955)就地植物学的历史发展,编写了简略的但令人感兴趣和富有内容的概述。他指出,在中欧,十九世纪中叶开始形成两个地植物学派。其中一个学派以斯考(J. F. Schow)和森特纳(O. Sendtner)为首,是演绎学派,就是说,选择了从全体到局部的植被研究方法:从认识整个植物区系和群系的分布规律到研究个别植物群聚或群落。另一学派以克尔纳为首,是归纳学派,就是说,在研究工作中是从局部到全体:从确定个别植物种的分布规律到划分植物群丛,然后再划分群系。克里卡认为现代瑞典地植物学家裘-利耶是演绎学派(森特纳学派)的继承者。可是,演绎学派和归纳学派的划分过于公式化。更正确地说,在每一个现代地植物学派中,这两种方法都在某种程度上结合着运用,虽然在个别情形下,一种方法或另一种方法可能采用得较多。

地植物学的起源不但应当在植物地理学中追寻,而且也应当在农学中追寻。例如,俄国农学教授 A. M. 巴贊諾夫(Бажанов)1863年在国有财产部的刊物上发表了一篇论文《论人工种植的草甸》,这篇论文含有许多地植物学理论论点。为了研究创造人工草甸的最良好方法,巴贊諾夫建议预先考察“在类似情形下起作用的自然界规律”,因此,他的著作的第一部分就用来讨论自然草甸的本性。在这里,他研究关于自然草甸草群不是由一个植物类型而是由几个植物类型(主要是禾本科植物和豆科植物)构成的问题。按照巴贊諾夫的意见,这种多样性就是“草甸的长期而几乎永不终止的生产率”<sup>1)</sup>的原因。

后来,巴贊諾夫注意到自然草甸上的地上成层现象和地下成层现象。他还沒有

1) 引自 Г. И. 多赫曼和 И. Е. 坡罗霍夫尼克在《莫斯科自然研究者协会通报》上的论文,新版,第 59 卷,第 6 期,1954 年,第 98 页。

使用这些术语，但生动地把草甸各种植物在生长高度方面的分配比拟作放置瓦盆植物的带格架子（以便保证全部植物均匀地获得光线、热量和空气）。巴贊諾夫研究草甸自然植被的演替，由此论证农业中换茬的必要性。

A. M. 巴贊諾夫的著作长期为人遗忘，直到 1954 年，Г. И. 多赫曼和 П. Е. 坡罗霍夫尼克才提醒苏联植物学家对它加以注意。

我們謝謝 Г. И. 多赫曼(Дохман, 1949 及其他)，因为他还发现十九世纪从事研究农业問題并成为俄国地植物学先驱者的一些俄国科学家的著作。例如，Л. В. 切尔尼亞耶夫(Черняев) 1865 年在《农业和林业》杂志上发表了《草原植被概要》，在这里，他描述了草原植被在撂荒地上复原的各个不同阶段。B. P. 威廉斯知道 Л. В. 切尔尼亞耶夫的著作，并给予高度评价。后来在 1875 年，《俄国农业》杂志上，又刊登了 A. E. 菲里普岑科(Филиппенко) 的論文《草原放牧场》；在这里，他也描述了植物群聚在草原撂荒地上的演替。С. П. 柯列里什科夫(Корельщиков) 在 1865 年的《农业和林业》杂志上的論文，也是人們知道的。这篇論文的題目是《草甸草本植物和杂草》；这篇論文研究自然草甸各种植物之間的相互关系、各个植物群落的演替以及其他名副其实的地植物学問題。

这样看来，农业工作者不但提出一定的地植物学問題，而且参加解决这些問題。

杰出的俄国植物学家 A. Н. 别克托夫(Бекетов)的著作，对于植被同环境相互作用的正确观念的发展，具有巨大的意义；而 К. А. 季米里亚捷夫就是在他的领导下开始进行科学活动的。还在 1858 年，就是說，在达尔文的《物种起源》出版的一年前，别克托夫就提出了关于有机体和环境之間产生的矛盾是进化过程的动力的意见。别克托夫在很多次的主张中，特别是在《自然界中的协调》(Бекетов, 1860) 这一論文中，警告人們不要过高评价有机体之間的生存斗争，他强调指出深入研究有机体同土壤气候环境的相互关系的必要性，并认真对待种内关系和种间关系的差异的問題。

### 第三节 十九世纪末期和二十世纪初期的地植物学

在十九世纪的八十年代、特别是九十年代以及二十世纪初期，地植物学在俄国获得了显著的发展。С. И. 闊尔仁斯基(Коржинский)、И. К. 帕却斯基(Пачоский)、П. Н. 克雷洛夫(Крылов)、А. Н. 克拉斯諾夫(Краснов)、Д. И. 李維諾夫(Литвинов)、Г. И. 坦菲里耶夫(Тонфильев)、Г. Ф. 莫罗佐夫(Морозов) 的著作以及 А. Я. 戈尔佳根(Гордягин)、В. Н. 苏卡乔夫、Б. А. 凯勒尔(Келлер) 等人的初期著作，都是在这个时期内发表的。

这个时期的大多数地植物学著作，除了错误地承认植物界中的社会现象以外，也有积极的意义：正是在这些著作中，人們第一次把植物群落看作一个整体，就是說，不是把它看作一些个体的简单总和，而是看作某种新事物，这种新事物具有仅仅全部总体才有的某些新特性。这种观点在 Г. Ф. 莫罗佐夫的著作《森林学說》中发展得特别完善，并且在他为该书而从柯特(Котт)的《森林学原理》中引用来的著名題詞中反映出来。在題詞中，森林被比拟作钟表，而构成森林的各个植物则被比拟作钟表的发

条和不能单独起作用的其他零件。的确,这里的比拟是极其草率的,因为正象每一个其他植物群聚一样,森林并不是机械;但是这种比拟对于强调森林作为一个整体而具有特殊性质来说,在当时是有价值的。

随着关于把群落看作总体的进步思想的发展,植物群落学说逐渐形成植物学的一个特殊部门。例如,И. К. 帕却斯基在《植物区系的发育阶段》(Пачоский, 1891)的论文中,建议把植物群落学说划分出来,成为一门特殊的科学,名为“植物区系学”。他写道:植物区系学(按照他的理解)是关于植物群丛(群系)的发生、生活、发展和分布的科学。在同一篇论文中,帕却斯基讨论到荒漠、草原和森林之间的相互关系,并提出下面的看法:植被的发生导致荒漠为草原所演替,而草原为森林所演替。后来,帕却斯基舍弃“植物区系学”这一术语,并在1896年提出“植物社会学”这一术语,这个术语后来也在1898年为П. Н. 克雷洛夫在自己的《托姆斯克省植被概要》中采用。后一术语本身在我们这门科学中使用不久,就很快为加姆斯(Gams, 1918)建议的术语“植物群落学”所代替。这个术语现在也常常被用作术语“地植物学”的同义语。

Б. Н. 苏卡乔夫在象《关于萨马拉省布祖卢克松林中的植物地理学研究》(1904)那样的初期著作中,在《布良斯克森林中的各个森林群系及其相互关系》(1908)的论文中,以及后来在出过四版的著作《植物群落》中,也支持使这个学说成为单独的分科,成为“新的知识部门”。

然而,在当时的某些地植物学著作中,曾经过高评价各种植物之间生存斗争的意义,相反地,却过低评价植物及其群聚同土壤气候环境之间的相互联系。在这样的著作中,可以首先指出С. И. 闊尔仁斯基的专题著作《俄国欧洲部分东部地带黑土草原区域北界的植物地理和土壤方面》,这部专题著作的第一卷和第二卷分别在1888年和1891年出版。在这部著作中,作者从历史的观点提出两个植被类型——森林和草原——相互作用的问题;虽然这部著作在这一方面是有价值的,但是作者指出的森林进攻草原的原因,分析得很不正确:他没有同土壤气候条件适当联系起来。闊尔仁斯基仅仅把森林进攻草原的现象解释为森林和草原之间的“斗争”,而在斗争中,森林是较大的植物群聚,通常获得胜利。

曾经在闊尔仁斯基领导下工作过一个时期的Д. И. 李维諾夫,没有接受他的错误,而是沿着独立的道路进行工作,并以很多著作丰富了地植物学,这些著作直到现在还没有丧失意义。他的《俄国欧洲部分植物区系的地植物学简要记载》(1891)最有价值。在这部著作中,李维諾夫研究松树在俄国欧洲部分的分布,指出,松树一方面出现在砂地上,另一方面出现在石质的石灰岩坡地上,例如在白垩丘陵地区内。砂地上的松林是较幼龄的群聚,而在石质石灰岩基质上的山地松林,则是古老的残遗的群聚,在其组成中含有很多稀有的草本植物种,而且在地理分布上出现间断。李维諾夫指出四个彼此隔离的这种山地松林“孤岛”:顿涅茨河白垩山地,伏尔加河附近高地,中俄高地(在库尔斯克州和沃罗涅日州),波罗的海沿岸石灰岩。山地松林的残遗性的观念直到现在还为人接受,而且可以说,我们恰恰要感谢李维諾夫,因为他第一次深入研究残遗群落及其历史的问题,而这个问题现在仍然是苏联地植物学中的基本

問題之一。

在闊爾仁斯基和帕却斯基之后，Г. И. 坦菲里耶夫(Танфильев)从事研究俄罗斯平原上森林和草原的相互关系的問題，他在《俄罗斯南部的森林界綫》(1894)的著作中叙述自己的观点，在这里，他也指出森林进攻草原，但基本上把这种现象同多灌木的林緣对富有碳酸盐的草原土的淋溶作用联系起来。按照坦菲里耶夫的意见，草原土含有碳酸盐，是俄国草原无林现象的基本原因。后来，坦菲里耶夫发表了《在蒂曼山脉薩莫耶德人的冻原上对俄国北极区域的森林界綫的研究》(1911)的著作，在这里，他确认冻原进攻森林，而且仍然仅仅用土壤条件的变化来解释这种现象，而不考虑到气候的变化。

坦菲里耶夫的著作，特別是关于森林和草原相互关系的著作，引起了热烈的討論，并导致了許許多有关这个問題的其他著作的出版。一般說来，必須指出，森林和草原的問題是俄国地植物学发展中的主导問題之一。当时，В. И. 塔里耶夫(Талиев)、П. Н. 克雷洛夫、Г. Н. 維索茨基(Высоцкий)和很多其他研究者，都热烈参加这个問題的討論，而后来，В. Р. 威廉斯(Вильямс)、Л. С. 贝尔格(Берг) and 很多其他科学家也从事研究这个問題。我們在下面討論植被的一般演替或长期演替时，还要回来討論这个重要的問題。这里，我們还要指出：从事研究“草原”問題的还有А. Н. 別克托夫(Бекетов)〔他第一次确定了所謂草原前緣(предстепье)的概念，即现在的所謂森林草原〕，而后来还有他的学生 А. Н. 克拉斯諾夫(Краснов)。后者在1894年发表了专题著作《北半球的草原》，在这里，他确定俄国草原同北美草原的生态外貌相似性，因而也就提出了环球草原带的概念。克拉斯諾夫用草原的排水困难的平原地形来解释草原无林现象。

在十九世紀末期和二十世紀初期研究森林和草原問題的科学家中，我們还要指出喀山大学教授 А. Я. 戈尔佳根，他在1900—1901年发表了《关于認識西西伯利亚土壤和植被的資料》。戈尔佳根不但是一個优秀的植物学家，而且也是一个土壤学家；他研究植被时，同研究土壤密切而深刻联系起来，同时还广泛运用历史方法。此外，戈尔佳根并不过于醉心于植物群聚演替的“自然性”(闊爾仁斯基和坦菲里耶夫的著作特別违反这一点)，同时也不把这一切演替仅仅归結为人类活动的影响(在塔里耶夫的著作中可以看到这一点)。戈尔佳根认为草原火灾是草原无林现象的原因之一。正象帕却斯基和維索茨基那样，戈尔佳根也較多研究放牧对于草原植被的影响。戈尔佳根为群丛下定义时，第一次把群丛当作植被的基本单位。

Б. А. 凯勒尔是戈尔佳根的一个学生，以后担任沃罗涅日大学教授，后来是科学院院士。在上述时期内，凯勒尔連同土壤学家 Н. А. 狄莫(Димо)一起发表了专题著作《在半荒漠区域內》(Димо и Келлер, 1907)。在这部著作中，我們发现他們論述了很多在地植物学中具有指导意义的問題，例如关于生态系列、关于生活型等等的問題。凯勒尔的这部著作和后来的一些著作的价值，在于他在这些著作中到处都对植被同土壤气候条件及人类活动的相互关系作出深刻的分析。

除了独創性的研究以外，在这个时期内，还出现一些有关地植物学的科学普及著

作。A. 佛列罗夫和 B. 費德陈科 (Флеров и Федченко, 1902) 的 «俄国中部植物群落研究的参考資料», 就是最初的这样著作之一。这部著作的內容比它的标题更为广泛, 因为它在本质上不但是群落研究参考資料, 而且是当时在地植物学中已經开始确定下来的一些基本論点的简单概括。此外, 这部著作中还提出了一些非常正确的意见; 这些意见后来曾經长期为人遺忘, 而直到不久以前才重新为人熟悉。例如, 我們在这部著作中发现这样的提法: 由一个种的各个体构成的植丛, 或者象該书作者所称的植物組(растительная семья), “是相当有抵抗力的单位; 而由各个植物組构成的群落, 則能更加順利地击败其他群落的竞争”(第 10 页)。在这里, 本质上是指出植物的种内关系和种間关系之間存在着重要的差异。其次, 在这部著作中, 还发表了下列的論点: 植物群落同土壤气候环境之間存在着极其密切的相互联系, 而任何一个植物群落如果不发生变化和不为其他群落所演替, 就不可能生存。这部著作简单而非常明确地描述了湖泊植物丛生时和森林沼泽化时的群落演替, 研究了各个森林群落在人类活动影响下的演替, 提到了关于草原和森林相互关系的問題; 然而, 作者却毫无批判地同意闊尔仁斯基的意见, 认为森林进攻草原, 认为“森林群落是比草原群落更

Методичка възможна  
Примечанија Альхівичу  
ПОСОБІЕ  
къ  
из сопроводу  
ИЗУЧЕНИЮ РАСТИТЕЛЬНЫХЪ СООБЩЕСТВЪ  
СРЕДНЕЙ РОССІИ.

СОСТАВЛЕНІ  
А. Флеровъ и Б. Федченко.

Москва.  
Издание М. и С. Сабашниковъ.  
1902

图 1 A. 佛列罗夫和 B. 費德陈科关于植物群落的著作的封面

为有組織性的、更为完善的”(第 119 页)。这部著作还研究了关于草甸在人类采伐森林的地点上发生的問題，并且指出，草甸长期存在而不为森林所演替，通常是由于割草或放牧的緣故。“而在停止利用之后，草甸群落就一步一步地为向它进攻的較大的森林群落所消灭和排斥”(第 156 页)。最后一章討論与人类栽培活动有关的群落。作者完全正确地认为整片的栽培植物也是群落。他們一貫地提出这样的意见：“植物群落的生活在頗大程度上决定于气候、土壤和气象条件”(第 4 页)。在这部著作中，还提出了水生群落、沼泽群落、森林群落和它們的演替、草原群落、裸地植被、草甸植被以及杂草植被的研究方案。书末还附有植物群落分类。

A. 佛列罗夫和 B. 費德陈科的这部著作，虽然后来为人完全遺忘，而且其后任何科学家都沒有提及，但它具有历史意义，因为它不但是俄国、而且是外国的第一部地植物学教学参考书。在它以前，完全沒有类似的参考书。可是，該书作者仍然沒有強調指出把植物群落当作一个特殊科学部门的对象来进行研究的意义，仍然沒有使用“地植物学”、“植物社会学”这些术语，虽然这些术语当时已經存在了。沒有把研究植被和构成植被的群落当作植物学一个特殊部门的对象这一問題提出来，是这部著作的缺点。

发生土壤学的奠基者 B. B. 道庫恰耶夫的著作，对于俄国地植物学的发展具有巨大的意义。象《俄罗斯黑土》(Докучаев, 1885)、《我国草原之今昔》\*(1892)和其他著作那样的經典著作，都是道庫恰耶夫写作的。道庫恰耶夫研究土壤学說，把土壤当作母质、气候、动植物有机体、地域年龄和当地地形的綜合活动的产物。他认为这个“論点是土壤公理，是土壤学作为一门科学的前途之主要基石和可靠保証”。道庫恰耶夫的这个論点对于地植物学的发展是非常重要的，因为除了把土壤看作植物群落的不可分割的部分这一正确观念以外，地植物学家还开始把植物群落本身当作各种自然因素的綜合活动的結果来进行研究；而这种观念是唯一正确的。在 1899 年的論文《論自然地帶学說》中，道庫恰耶夫也把地帶性看作这些基本自然因素在其合乎規律的空間变化中的綜合作用的后果，来进行研究。他划出五个土壤带，同时也就是五个自然地理带：冰沼带，泰加群落带，黑土带，风积土带(黃土带和碱土带)和紅壤带(或砖紅壤带)。后来，道庫恰耶夫的学生和继承者 丘. M. 西比尔采夫 (Сибирцев)，再划出一个黑土森林带，即现在的所謂森林草原带，而风积土带现在则分为半荒漠带和荒漠带。在同一篇論文中，道庫恰耶夫指出：虽然十九世紀自然科学有了巨大的成就，但“不能不指出一个极重要的缺点。……人們当时主要研究个别的事物(矿物、岩石、植物和动物)和现象，个别的自然现象[火(火山活动)、水、土地、空气]，我們重複地說一遍，科学在这些方面也获得了惊人的成就；但是人們当时并不是研究它們的相互关系，并不是研究力量、事物和现象之間，死自然界和活自然界之間，植物界、动物界和矿物界一方同人类及其生活习惯和甚至精神世界另一方之間的那种发生学的、永恒的而且必然是合乎規律的联系。然而，恰恰是这些相互关系、这些合乎規律的相互作用，构成自然界知識的本质，构成真正自然哲学的核心——自然科学的最美

\* 即 B. B. 杜庫恰耶夫(张紳等譯)：《俄国草原之今昔》，科学出版社，1958 年。——譯者注

好和最高深的內容”(《道庫恰耶夫選集》，1949年版，第485—486頁)。

道庫恰耶夫在研究土壤、气候和植被之間的相互作用时，提出了关于草原带水分状况根本改良的可能性的意见。在《我国草原之今昔》一书中，他专门用一章來討論調節俄罗斯草原水利的方法，建議采用下列的措施：調節河流(縮窄和整直河流水流)以便首先減少春季氾濫；固定雛谷和老谷(建造简单的阻塞性建筑和营造树林)；在分水界草原地段上建筑池塘；建筑一系列积雪用的植物篱笆等等。道庫恰耶夫建議建立試驗站网。1892年在国家遭受严重干旱和歉收之后，他根据林业部的建議組織了考察队；該考察队設立了好几个試驗场：在卡門草原(现在的沃罗涅日州塔洛夫区)，在斯塔罗別尔斯克草原(现在的卢干州)，在大阿納多尔草原(现在的頓涅茨克州)。这三个試驗场在十九世紀末期都建立了护田林带。大阿納多尔試驗场和卡門草原試驗场直到现在还存在着；而在卡門草原，十月革命后，工作大大扩大，现在那里已經建立了中央黑土带道庫恰耶夫耕作研究所。

道庫恰耶夫是深刻理論研究联系实际的科学家的典范。他不但是伟大的土壤学家，而且是杰出的农学家。可是，道庫恰耶夫关于广泛和根本改良俄国草原水利的愿望，在沙皇俄国的条件下不可能实现，只有伟大十月社会主义革命才能够把这些愿望变成现实。

杰出的土壤学家和农学家 B. P. 威廉斯是 B. B. 道庫恰耶夫及其战友 H. M. 西比爾采夫和 II. A. 柯斯特切夫的学生。必須附带提一下，威廉斯实际上也是一个地植物学家。威廉斯把植物群聚首先看作土壤形成因素之一；这一点促使他深入研究在不同植被类型覆盖下在微生物参与下的土壤中进行的那些过程。威廉斯根据这些資料，对一些植物群聚为另一些植物群聚自然演替(例如森林为草甸所演替，草甸由于具体条件不同而为沼泽或草原所演替)的原因，作了詳細的理論分析。威廉斯从在个别地段观察到的演替，轉入整个地帶的动态的問題。威廉斯的最初著作是在十九世紀八十和九十年代写作的，而《耕作学》和《草甸經營》这些巨大著作則是在苏維埃时代完成的。从1927年到1938年，威廉斯从事于編写巨大的著作《土壤学及耕作学原理》，这本书已經出了很多版。

B. B. 道庫恰耶夫和 B. P. 威廉斯的特点，是对土壤研究采取多方面的景观学的方法。換句話說，他們在研究土壤形成过程时，非常注意气候、植被和其他自然因素的資料。正因为如此，他們的著作才能够不但在土壤学历史中、而且在地植物学历史以及景观学(自然地理学的一个部门)历史中占了那样显著的地位。在植物学家中间，I. M. 克拉舍宁尼科夫(Крашенинников)采用景观学方法特別突出；他在二十世紀的最初十年内就开始自己的研究，并留下很多著作，例如《东部外贝加尔地区景观的特征》(1913)、《欧亚大陆各草原带谷地植被的发育周期》(1922)等等。在革命前的时期内，I. M. 克拉舍宁尼科夫的活动在頗大程度上是同移民局的各个土壤-植物考察队有联系的。这些考察从1908年进行到1917年，籠括俄罗斯亚洲部分的大片地面，在俄国地植物学历史中起了很大的作用。在植物学家中间，参加这些考察队的有H. И. 庫茲涅錯夫(Кузнецов)、B. H. 苏卡乔夫、Г. И. 波普拉夫斯卡亚(Поплавская)、

В. Л. 科马罗夫 (Комаров)、B. В. 薩波什尼科夫 (Сапожников)、B. С. 多克吐罗夫斯基 (Доктуровский)、M. Ф. 柯罗特基 (Короткий) 和很多人；而且除了描述植被和植物区系以外，他们还详细研究了地植物学调查方法的若干问题。领导这些考察队植物学工作的是 B. A. 费德陈科，而在 1908—1910 年，A. Ф. 佛列罗夫 (Флеров) 也参加领导。

从十九世纪末期到二十世纪初期，很多地植物学工作也在国外出现。芬兰科学家、特别是胡尔特 (R. Hult)，作出了巨大的贡献；他在 1885 年发表了布列京地区植被研究，1887 年发表了芬兰北部高山植被概要，还有很多其他著作。在这些著作中，胡尔特第一次详细描述从裸露基质植物定居最初阶段到成型群落形成的植被演替。正象美国植物学家克列门茨 (Clements, 1928) 后来指出的，胡尔特的著作为植物群聚演替学说的传播树立了开端。胡尔特和几乎同时的德国植物学家德鲁捷 (O. Drude)，运用了等级制，以便在描述群落时评定各个植物种的多度。胡尔特建议使用数字等级制，而德鲁捷则使用斯考 (Schow) 早在 1823 年就提出的拉丁文字等级制：*sociales, gregariae, copiosae, sparsae, solitariae*。早在德鲁捷的著作以前，德国科学家格里捷巴赫 (Griesebach, 1866) 就在其著作《地球植被》中，论证了群系的概念，认为群系首先是根据外貌特征（由于一定植物生活型占优势而决定的外貌）而把一些植物群落联合起来的一个相当大的单位。德鲁捷发表了许许多多著作，其中对于地植物学的发展具有最大意义的是《萨克森植物区系地区的植物群系和特征种》、《区分植物群系的原则》、《植物地理学教科书》(Drude, 1890) 等等。德鲁捷建立了一个学派，属于这个学派的，不但有德国的植物地理学家，而且有某些其他欧洲国家的植物地理学家，例如阿达莫维奇、多明等人。在同一时候，法国的佛劳 (Ch. Flahault) 拟定了地植物学制图学基础，而瑞士的施略脱 (C. Schröter) 则提出了生态地植物学研究方案，描述了阿尔卑斯山的植物群落，这些描述后来就构成他的著名著作《阿尔卑斯山的植物的生活》(第二版, 1926) 的基础。

苏格兰科学家史密斯 (R. Smith) 的著作，首先是他的《泰伊河流域的植物群丛》(1898)，是英国的第一批地植物学研究。

在美国，考尔斯 (Cowles, 1899, 1901) 继续进行了由胡尔特开始的植物群落演替学说的研究。不久以后，就出现了克列门茨在这一方面的第一批著作。

考尔斯是美国地植物学中的“地文学”学派的奠基者。这个学派的基础是由他在 1899 年出版的关于米西根湖砂丘植被的著名著作以及他后来的《芝加哥及其近郊的地文生态学》奠定的。这些著作的基本内容是确定植被演替和地面外形在水和风影响下的变化之间的相互关系。至于克列门茨，则他的著作的基本要点是把演替顶极看作最后植物群聚的观念，虽然他同时也研究残遗群落以及用来对土地进行经济评价的指示群落。

那时候出版的巨大生态学著作，就是说，1896 年出版而俄译本后来出了两版的丹麦科学家瓦尔明 (Warming, 1901) 的《植物生态地理学》\*，德国科学家辛柏尔

\* 即 E. 瓦尔明 (陈庆诚等译)：《植物生态学》，科学出版社，1965 年。——译者注

(Schimper, 1898)的《生理学基础上的植物地理学》，帮助了地植物学的发展。著名的英国地植物学家和生态学家坦斯黎(Tansley, 1947)在其回忆录中写道：英国植物生态学的发展是由瓦尔明的著作奠定基础的，他在1898年热忱地仔细阅读这本书，后来就立志在自己的祖国研究与瓦尔明所描述类似的植物群落。坦斯黎把瓦尔明的著作当作他在大学讲授的课程的蓝本。他在1920年发表了著名的著作《植被的分类和发展的概念》；当时在美国出版的克列门茨的著作，特别是他关于演替顶极的巨大著作(Clements, 1916)，对坦斯黎上述著作的编写发生了很大影响。坦斯黎同意克列门茨所发展的把演替顶极看作最后群落的学说（这种最后群落已经“稳定化”，本身不再含有促进进一步发育的因素）。最后群落只有在下列这样完全外部的原因的影响下才能够发生变化：气候的变化，河流堆积物的沉积，动物和人类的影响，或者任何新的外来植物的侵入。

不能不指出，把演替顶极看作本身已经不含进一步发育的任何可能性的群落的观念，是违背辩证唯物主义关于自然界中（和社会中）不存在发育停滞、关于发育只能延缓或限制而不可能完全静止观念的。

在美国，演替顶极学说最近二三十年来发生了某些演变，演替顶极不可动摇性的观念已经稍微动摇。这可以说表现在下列一点：很多研究家开始把演替顶极看作若干植物群落的复杂总体，而其中每一个别群落是极其动态的（多元演替顶极理论，这一理论我们将在群落在时间上的变化一章中较详细地讨论）。甚至克列门茨本人也开始承认：无论气候因素和其他因素，其中包括植被对土壤的影响以及植物之间和动植物之间的相互关系（相互作用），都可能是改变演替顶极群落的动力 (Clements a. Shelford, 1946)。可是，在美国地植物学中，这样的进步意见直到现在也仅仅是附带提及的，后来也没有继续发展。而一般说来，无论多元演替顶极和单元演替顶极的拥护者所赞同的稳定化理论，仍然继续占压倒优势。这个理论在英国地植物学家中间也几乎在很大程度上占统治地位。

1910年在布鲁塞尔举行的第三届国际植物学会具有很大意义。这届会议广泛地讨论了地植物学的主要概念（群系、群丛、生境）、植物群落分类的问题、植被水平地带性和垂直地带性的問題、地植物学制图学的问题和方法。这届会议达成了某些共同一致的意见，但此外，它也成为促进各个不同地植物学学派形成和发展的因素。在布鲁塞尔会议之后，西欧极其清楚地形成两个地植物学学派：法国-瑞士学派（或苏黎世-蒙彼利埃学派），其中包括布瑞-布朗喀 (Braun-Blanquet)、留贝尔 (Rübel)、布罗克曼-耶罗什 (Brockmann-Jerosch) 等人；瑞典学派，以裘-利耶 (Du-Rietz)、奥斯瓦尔德 (Oswald) 等人为首。法国-瑞士学派特别强调植物群落的植物区系组成和同植物区系有联系的群落外貌（生活型组成）。瑞典学派把主要注意力集中于较详细描述群落结构，就是说，集中于群落每一层中占优势的种（优势种）。此外，瑞典学派还提出恒有种的概念，所谓恒有种，是指在某一群落型的一切地段或大多数地段上都出现的种。某一群落型的一切恒有种都能出现的最小样地面积，叫做该群落型的“最小面积”。这两个学派的处理方法的差异，在很大程度上可以用瑞

士植被和斯堪的納維亞国家植被的差异来解释。在前一情形下，植被是五光十色的，那里有大量的群落，在结构上常常尚未充分成熟，并且彼此形成复杂的复合体；在后一情形下，植被較为單調，群落大多分成明显的层。

#### 第四节 地植物学在苏联和其他国家中的发展

在苏联，地植物学研究工作开展得非常广泛。如果说，在沙皇俄国，这些工作主要是在俄罗斯平原中央地区以及部分地在中亚細亚和西西伯利亚进行的（而且规模很小），那末，在苏維埃时期，这些工作遍及从极北地区和太平洋沿岸直到帕米尔和南高加索亚热带地区的一切角落（因为很多区域的經濟利用和改造的必要性提出了这样的要求）。这样广泛地植物学研究工作的組織，导致一系列新方法的运用以及理論問題的深入研究。

苏联地植物学发展的特点，首先决定于理論和实践統一这一原則的实现。国民经济的需要，要求对远远超出描述性地植物学（описательная геоботаника）范围以外的很多問題的理論研究。这些問題包括：植物群落演化（群落系統发育）（这是与局部演替不同、但由于相互貫穿而与局部演替有联系的一个过程）学說，生物地理群落学說，植被的复合性和鑲嵌性的学說，整个自然地帶的发育的学說，等等。

广大苏联领土各个部分的不同的实际需要，促使苏联地植物学派又形成一些个别学派。这些学派部分地在地理上是局部化的，例如南高加索学派和喀山学派。另一些学派在頗大程度上决定于它们的最初研究工作是在某一个植被类型中开始的。以 B. H. 苏卡乔夫为首的学派就是这样的；这个学派从前叫做列宁格勒学派，它是在进一步发展的基础上把最初在研究森林时（特别是在 Г. Ф. 莫罗佐夫的著作中）产生的那些观念运用到各个不同植被类型中而形成起来的。在莫斯科大学中，形成了以 B. B. 阿略兴为首的学派，这个学派曾經叫做莫斯科学派。它以研究苏联欧洲部分的草原而开始自己的最初研究工作。第三个学派以 Л. Г. 拉孟斯基（Раменский）为首，是在沃罗涅日作为純粹草甸学派而奠定基础的，但后来在莫斯科附近的飼料研究所（拉孟斯基后来就在这里工作）发展成为一个广泛的地植物学学派。

这三个学派中的每一个学派的特点，在极大程度上决定于研究对象本身的特点。例如，列宁格勒学派所采用的植被基本单位——群丛——較大，而莫斯科学派所采用的单位則較小，而且，它还常常划分出从瑞典科学家那里借用来的更小的单位——基群丛。此外，莫斯科学派的研究工作者在草原上进行工作时，还遇上在草原带內砂质裸地、粘质裸地和刚刚撂荒的耕地的先鋒群落一方与已經成型的草原群落另一方之間出现的极显著的差异。由此就产生了下列的观念：并不是一起生长的植物的任何組合，都可以叫做植物群落。正象上面已經指出的，B. B. 阿略兴曾經建議把較不成熟的植物群聚同較成熟而能在受到破坏或消灭的地点上复原的植物群落区别开来。这种观点沒有获得 B. H. 苏卡乔夫和列宁格勒学派其他代表人物的支持，他們认为一起生长的植物的任何組合，其中包括一片栽培植物，都是植物群落。

緯度方向和經度方向的合乎規律的變化，在每一自然地帶內都發生；但在草原帶內，這些變化並不永遠都能充分顯著表現出來，因而需要有更精細的研究方法。此外，在草原帶內，非地帶性的群落侵入體，例如鹽土群落、干谷叢林、松林等等，是特別多的（圖2）。在研究草原帶植被空間變化的複雜規律性時，莫斯科學派建議了下列的方法：“預兆法則”（правило предварения）的運用（參閱第235頁），“種的飽和度”的測定，以及若干其他方法。

Л. Г. 拉孟斯基學派的特點，是在研究群落時把主要注意力集中於各個種的分布，並廣泛利用大量觀測及其統計處理。這個學派可能就是在研究草甸時形成的；在草甸上，各個群落較不易劃清界線，而且較不穩定，這首先是由於環境本身的不穩定性（在河漫灘上），其次是由於在森林采伐地點上形成的很多草甸群落的次生起源（森林在這裡由於每年割草或放牧而不能重新復原）。因為要認真研究各個植物種在草甸上分布的規律，所以就擬定了為每一植物種進行準確生態描述的方法，甚至擬定了“生態公式”（экологическая формула），並且借助於“投影法”（проективное метод）研究了每一個種在某一群落中的作用（第369頁）。

在森林中，相當容易觀察到樹種更替現象。因此，植物群落演替學說在列寧格勒學派中獲得了最詳細的研究。可以說，莫斯科學派把主要注意力集中於植物群落的地理變化和地形變化，而列寧格勒學派的注意中心則在植物群落的時間演替。此外，列寧格勒學派把這種演替的闡明同群落生態的研究結合起來，提出了既能在研究森林時〔B. Н. 苏卡乔夫、С. Я. 索科洛夫（Соколов）等人〕、又能在研究草甸時〔A. П. 謝尼闊夫（Шениников）〕運用的“生態群落學系列”方法。B. Н. 苏卡乔夫擬定了演替類型的詳細分類，這個分類主要是以植物群落生活中的“內部”和“外部”因素的相互關係為基礎的。在莫斯科學派中，群落動態的研究與其說是在演替方面、不如說是在季節性變化（季相演替）方面進行。例如，我們可以在 B. B. 阿略興的著作中找到有



图2 额尔齐斯河右岸的针茅草原(哈萨克共和国),后面是松林

关库尔斯克附近斯特列勒茨克草原和其他草原地段的季相演替之优美而色调鲜明的描述。

在喀山大学,早在十九世纪末期,就形成了以 С. И. 闊尔仁斯基(Коржинский)的著作为基础的地植物学学派。这个学派长期由 А. Я. 戈尔佳根领导,而现在则以 М. В. 马尔科夫(Марков)为首,在后者的领导下,现在主要进行草甸研究。从 А. Я. 戈尔佳根的时代起,这个学派的工作保持了优良的传统:认真而充分地研究群落的种类组成和群落生境,特别是研究水分状况以及同它有关的土壤条件。戈尔佳根在其著名著作《关于认识西西伯利亚土壤和植被的资料》(1900)中,强调必须把植被同土壤密切联系起来研究,他写道:“植物群丛,象整个生物界那样,是相当不稳定的,它可能在改变了的条件的影响下相当迅速地消灭;但如果它在某一地域内存在得充分长久,那末,它将留下在今后数百年内能说明过去条件的遗迹;这种遗迹就是土壤”(第9页)。由此可见,研究土壤不但能帮助更好地了解植物群落的现代分布,而且能帮助了解它们在过去时期内的分布,帮助了解一些群落为另一些群落所演替的情况。在描述群落特征时,А. Я. 戈尔佳根也非常重视优势种,他在俄国地植物学中首先使用这个术语。

独创性的林型学派,由于 Е. В. 阿列克谢耶夫(Алексеев)的工作以及后来的 II. С. 波格列布尼雅克(Погребняк)、Д. В. 沃罗比约夫(Воробьев)、А. Л. 贝利加尔德(Бельгард)等人的工作,在乌克兰共和国获得了发展。在这里,林型的划分与其说是根据植被而进行的,不如说是根据基本上以两个土壤条件指标——湿度和肥力——为基础的森林生长条件(лесорастительные условия)而进行的。在这两个坐标的基础上,为每一具体自然地区繪制林型“土壤性图解”(эдафическая сетка)。草本植物、苔藓和地衣的各个种,作土壤条件的指标,也受到颇大的注意。

另一个独创性的林型学派,由于 Б. И. 伊瓦什介维奇(Ивашкевич)、Б. И. 柯列斯尼科夫(Колесников)、К. И. 索洛维约夫(Соловьев)等人的研究工作,而在远东形成。这个学派非常注意森林群落的“年龄演替”(возрастная смена),就是说,由优势乔木树种的龄期所决定的演替。一个林型包括基本树种年龄不同的各个群落,而基本树种年龄的差异也引起这些群落在种类组成和结构方面的差异。

А. А. 格罗斯盖姆(Гроссгейм)及其学生們在南高加索所发展的地植物学学派,具有山区条件的特征。这个学派颇为注意地形,把它分为大地形、中地形和小地形。它正在拟定植物群落复合体的地植物学制图方法。此外,它还注意小群聚。

在苏联科学院 В. Л. 闊马罗夫植物研究所地植物学研究室中(列宁格勒),形成了现在以 Е. М. 拉甫连科(Лавренко)和 В. Б. 索恰瓦(Сочава)为首的地植物制图学派。我们知道,苏联地植物学图的编制,早在该地植物学研究室成立的时候起,即从1922年起,就成为该研究室的主要任务之一。Н. И. 庫茲涅錯夫(Кузнецов)是这项巨大工作的第一个领导者,他在1923年组织了比例尺为1:1,050,000的苏联欧洲部分地植物学图的编制。这幅图的8页已经在1930—1932年Н. И. 庫茲涅錯夫还活着的时候出版。这几页图的出版不但是苏联植物科学、而且是世界植物科学中的重要事

件。当时，外国还没有任何一幅包括那么广大地域的这种比例尺的地植物学图。这幅图的方法論意义，特别在于其上既标明复原植被（人类尚未加以影响时的那种植被），也标明现代植被：前者底色較淡，后者就在这个底色上，但色調較浓。同时在那些年代，各个不同机关也开始編制大量的地区性地植物学图（主要是中比例尺的）。这一切使得后来有可能发表許多的綜合图，例如，比例尺为 1:2,500,000 的《苏联欧洲部分植被图》(1948)、比例尺为 1:4,000,000 的《苏联地植物学图》(1954)，等等。这些图和其他地植物学图，为苏联地植物学区划以及整个自然区划奠定了基础。

苏联地植物学的发展，可以分为若干阶段。第一个阶段（在三十年代以前）以列宁格勒学派和莫斯科学派这两个学派的重要活动为特征，它們当时沿着独具风格的道路进行工作。那时候，列宁格勒学派发表了上面已經提到的出过好几版的 B. H. 苏卡乔夫的著作《植物群落》(1915, 1922, 1926, 1928)，以及出过三版的他的著作《林型研究指导》(1927, 1930, 1931)。莫斯科学派发表了出过两版的 B. B. 阿略兴的著作《什么是植物群落》(1924, 1928)，以及他主編的文集《地植物学研究方法》(Алексин, Докторовский, Жадовский, Ильинский, 1925)。在这本文集中，作者把很大注意力集中于分析西欧地植物学家所运用的方法。在同一时期内，还出版了 B. B. 阿略兴的基本“草原”著作之一（专门討論中央黑土区域的草原）(1925 a)，以及他关于河漫滩草甸(1925 b)。喀山学派的学生 B. A. 凯勒尔，发表了《俄罗斯草原、半荒漠和荒漠的植物界》(Келлер, 1923)，И. К. 帕却斯基发表了《植物社会学基础》(Пачоский, 1921)，Л. Г. 拉孟斯基发表了《植被的基本规律性》(Раменский, 1925) 以及《植被的投影观测和描述》(1929)。

苏联地植物学的各个不同学派的代表人物之間的第一次广泛交換意见，是在1928年举行的第三届全苏植物学会議上进行的。在这时候以前，植物群落学說已經非常明确，所以这届会議成立了植物社会学和植物生态学的单独小組，以 B. H. 苏卡乔夫为主席。該会議上还有一些专门报告，討論这门新科学的总方針。此外，也有人发表了意见，反对把“植物社会学”当作单独的学科。例如，B. И. 塔里耶夫(Талиев)非常剧烈批評植物社会学。他断定：植物社会学运用普通的生态研究方法，植物的任何“社会生活”并不存在，沒有任何必要把植物群落学說分出成为一门单独的与生态学分开的科学。在塔里耶夫发言之后，会議的很多参加者在这个問題方面的意见，很快得到肯定。大多数的意见（如果說不是全体一致的意见）是这样：如果可以提到植物的社会生活，那末，这仅仅是从这一語的轉义上来理解，而不能以任何方式把这些现象与人类社会生活等同起来。至于关于把植物群落学說分出成为一门单独科学的問題，則意见是分歧的，但这种划分仍然获得通过。虽然 Л. Г. 拉孟斯基(Раменский)在大会上就建議用术语“植物群落学”来代替术语“植物社会学”，但术语“植物社会学”仍然被保存下来（术语“植物群落学”虽然在1918年就由加姆斯 (Gams) 提出，但在西欧几乎沒有使用）。正象我們已經指出的，术语“植物社会学”沒有保持得很久。在苏联科学中，那些年代已經开展了掌握辯証法的广泛而坚决的运动；而要掌握辯証法，就要求首先对可能歪曲辯証法的一切思潮采取批判态度。其中的一种歪曲，

就是企图在人类社会一方和植物群落另一方的发展中找出共同的规律。在其后年代內对这种不正确观点开展的斗争中，要求废除术语“植物社会学”。正因为如此，所以在三十年代內，在苏联就已经使用术语“植物群落学”。现在人们更常使用术语“地植物学”来代替术语“植物群落学”，以便强调下面一点：研究对象不只是个别的植物群落，而且是整个植被以及它同环境的相互关系。

1934年，苏联科学院植物研究所组织了“什么是植物群落？”这个问题的讨论。讨论的结果主要以B. B. 阿略兴、B. H. 苏卡乔夫和A. II. 谢尼柯夫的论文的方式发表在1935年的《苏联植物学》杂志上。可以说，这次讨论标志着苏联地植物学发展中的新阶段的开始。这次讨论在很大程度上使各个不同学派接近起来，并明确了某些基本概念和术语的准确含义。可是，不应当认为这次讨论是可以自满自足的。正象整个苏联植物学那样，苏联地植物学的各个不同学派的接近，首先决定于国民经济的需要。无论是第三届全苏植物学会议，或者是关于植物群落的讨论，都是由于迫切需要把在研究国家当前国民经济问题时积累的大量科学资料加以联合和总结而举行的。苏联中亚细亚、南高加索和北方的新的未开垦地区中的农业问题，提高割草场和放牧场生产率以及调整林业的问题，都刺激人们组织广泛地植物学研究工作。

如果说，苏联地植物学发展的第二阶段开始于三十年代，那末，可以认为它结束于五十年代初期。这个时期内，B. H. 苏卡乔夫、B. B. 阿略兴和Л. Г. 拉孟斯基这三个学派已经稍微接近，它们彼此借用一切最有价值的东西。例如，B. H. 苏卡乔夫建议的生态群落学系列方法，Л. Г. 拉孟斯基的投影法，他所提出的植物群落表现面积的新观念等等，都获得了相当广泛的承认。此外，各个不同学派联合的过程，辩证地伴随着一些新学派的产生，例如，A. A. 格罗斯盖姆 (Гросгейм) 的南高加索山地学派(巴库)，A. II. 谢尼柯夫的列宁格勒草甸学派，等等。

苏联科学院植物研究所地植物学研究室(列宁格勒)成为最大的中心；在这里，除了地植物学制图和区划的工作以外，还开展了极北地区植被的研究 (B. H. 戈罗德科夫、B. B. 索恰瓦、B. A. 季霍米罗夫)，并编写了很多重要的综合性著作。在这些综合性著作中，应当指出《苏联的植被》这一集体著作的两卷本，这部著作包含有关草甸 (A. II. 谢尼柯夫)、沼泽 [Ю. Д. 秦捷尔宁 (Цинзерлинг)]、草原 (E. M. 拉甫连科)、荒漠和半荒漠 (A. B. 普罗佐罗夫斯基)、北极和山地冻原 (B. H. 戈罗德科夫) 的巨大综合报告，以及有关苏联植物区系和植被的历史的综合报告 (B. H. 苏卡乔夫、E. M. 拉甫连科)。其次，必须指出B. B. 阿略兴的出过两版的《苏联各个主要带的植被》(1936, 1951)，以及同一作者的出过三版的《植物地理学》(1938, 1944, 1950)。这两部著作都有专门的章节讨论地植物学基础。后来，还出版了下列的综合著作：H. B. 巴甫洛夫 (Павлов) 1948年的《苏联植物地理学》，以及1956年的《苏联的植被》的两卷本。

在这个时期内出版的具有理论意义和方法论意义的著作中，我们还要指出Л. Г. 拉孟斯基 (1938) 的著作《土地综合土壤地植物学调查引论》，B. H. 苏卡乔夫及其合著者的《树木学及森林地植物学基础》的两个版本 (1934, 1938a)，B. B. 列越达托 (Ревердатто, 1935) 的《植物群落学引论》，A. II. 谢尼柯夫 (Шенников, 1941) 的《草

甸学》和《植物生态学》(1950),植物研究所专家的集体著作《野外地植物学研究方法》(1938), П. Д. 雅罗申科(1950, 1953)的出过两版的《植被学說基础》, Б. А. 贝科夫(БЕКОВ, 1953, 1957)的出过两版的《地植物学》, И. А. 季托夫(ТИТОВ, 1952)的专题著作《植物群落和环境条件的相互作用》。

某些地区性的著作也具有理論意义,例如, А. А. 格罗斯盖姆(1929)的《阿塞拜疆共和国冬季放牧场地植物学調查引論》。在其他地区性著作中,我們还要指出一些最巨大的著作,例如, Ю. Д. 秦捷尔宁(Цинзерлинг, 1932)的《苏联欧洲部分西北部及其地理学》, Е. П. 阔罗文(Коровин, 1934)的《苏联中亚細亚和南哈薩克斯坦的植被》, М. Г. 波波夫(Попов, 1940)的《哈薩克斯坦的植被》, А. Л. 塔赫塔江(Тахтаджян, 1941)的《亚美尼亚植物地理学概要》, А. А. 格罗斯盖姆(Гросгейм, 1948)的《高加索的植被》, Г. И. 多赫曼(Дохман, 1954)的《穆戈札雷山脉的植被》, А. В. 庫米諾娃(Куминова, 1949)的《克麦罗沃州的植被》, Б. П. 柯列斯尼科夫的《苏联远东区南部植被概要》(见于 Ю. А. Ливеровский и Б. П. Колесников, 1949),同一作者后来的《远东区植被概要》(Колесников, 1955), П. Д. 雅罗申科(1956)的《南高加索植被的演替》,等等。

除了描述性和概括性的著作以外,在苏联地植物学中,实验性的方向也产生并继续发展。这里所指的是 В. Н. 苏卡乔夫关于植物間生存斗争的某些方面的研究試驗(1927, 1935, 1941), А. П. 謝尼闊夫及其同事对混合牧草的研究, Н. А. 和 Е. А. 布施在南奧謝蒂亚的山地草甸定位站中的研究,等等。

我们认为苏联地植物学发展的第二阶段結束于五十年代的头五年;这时候,在《植物学杂志》和其他出版物中,进行了有关物种和物种形成的热烈討論。这次討論是由 Т. Д. 李森科在1948年举行的全苏列宁农业科学院會議之后发表的一些意见引起的,这些意见主要牵涉到护田林带的广泛建立。这次討論促使所謂植物群落中的生存斗争的概念大大明确。正象 Б. А. 贝科夫(1957, 第14页)所正确指出的,“长期以来,地植物学中流行着下列这样的观点:在植物群落的动态中,种內生存斗争作为繁殖过剩的結果,具有主要的意义。这个論点由于 Т. Д. 李森科(Лысенко, 1949)的一些极其值得辯論的意见而得到重新检查。现在,經過在生物学出版物中进行的討論之后,可以断定,人們在这一方面开始认为种內生存斗争具有极小的意义”。我們附带提一下,除了雅罗申科所說的以外,还出现了一般地对群落中植物間相互关系进行更全面分析的新刺激。应当强调指出,正象1934年关于植物群落的爭論那样,五十年代关于物种、物种形成、种內关系和种間关系的爭論,也不是由于别的,而首先是由于国民经济的需要所激起的。最后,无论整个植物群落和构成群落的植物同环境之間的相互关系,开始受到更大的注意。有人认为,植物种本来就是“竞争力强的”或“竞争力弱的”(不决定于具体环境条件);这些不正确观念在 И. С. 波格列布尼亞克、Л. Г. 拉孟斯基和一些其他科学家的著作中受到了批判。群落內部的植物集体相互关系的問題,也开始了实验性研究(Бяллович, 1953)。

最后,还出现了另一个大概与上述爭論同等重要的因素;这个因素影响到把生存



图3 A. A. 格罗斯盖姆及其学生

自左至右: A. A. 阿赫越尔多夫 (Ахвердов), С. Ф. 札卡良 (Закарян), П. Д. 雅罗申科, И. Н. 贝德曼 (Байдеман), A. A. 格罗斯盖姆 (Гроссгейм), Т. С. 盖德曼 (Гайдеман), A. Г. 多鲁汉諾夫 (Долуханов)。后排右方是工人 И. М. 布金 (阿塞拜疆共和国, 穆干, 1928 年)。

斗争当作植物群落最后基础的观念的重新检查。我們所指的是苏联科学家和外国科学家 (Вигоров, 1950; Чернобривенко, 1956; Grümmer, 1953; Knapp, 1954; 及其他人) 关于植物在一起生长时的相互化学影响的最新的实验工作。这些研究开辟了实验地植物学进一步发展的广阔园地。根据一些新事实, 已经不能把群落内植物间的相互关系仅仅看作它们对于光、水分和其他生活因素的直接竞争。还必须把这些相互关系看成植物有机体物质交换(产生化学分泌物)的后果之一。这些化学分泌物对于每一个种来说是特殊的, 而且具有特殊的生物学活性; 它们在一些情形下促进、而在另一些情形下妨碍某些植物的一起生长。

因为苏联地植物学发展的第三阶段仍然仅仅开始, 所以现在要加以评价是困难的; 但是可以认为, 随着一些巨大的综合性著作的发表, 实验性研究工作的更广泛发展的时期正在来临, 这些实验性研究工作显然将导致地植物学同植物生理学、生物化学和生物物理学的更密切接触。

按照 B. H. 苏卡乔夫的倡议而发展起来的生物地理群落学研究工作, 具有颇大的意义; 这些研究的对象是生物地理群落, 后者是指占有一定地段的生物界和非生物界的一切相互联系要素的总体。因为植物群落是生物地理群落的一个组成部分 (常常是主导的组成部分), 所以地植物学家在参加这些研究工作时, 要同动物学家、土壤学家、微生物学家、生物物理学家等等保持接触。综合的生物地理群落学研究, 为最全面和深刻地解决很多国民经济任务而奠定基础。

至于其他国家的地植物学的发展, 则早在二十年代, 法国瑞士学派就开始对所谓特征种(character species) 给予很大注意; 所谓特征种, 是指仅仅某一群落型所固有的植物种, 但这些种在该群落型中可能不占优势, 而仅仅以零星个体出现这样的种也叫做该群落型的专有种(exclusive species)。布瑞-布朗喀详细地论述了植物种确限度(fidelity)学说, 提出了确限度等级, 并把这些特征作为植物群落分类的基础; 他所

使用的分类单位,例如,群丛(Association)、群属(Verband)、群目(Ordnung)和群綱(Klasse),主要是根据专有种而确定的。植被的研究和分类中的这个方向,使得起初是统一的苏黎世-蒙彼利埃(ZM)学派分裂为两个学派:真正苏黎世学派,保留自己从前的生态群落外貌立场;蒙彼利埃学派,着重于根据群落的种类組成而进行群落描述。固然,除了专有种以外,蒙彼利埃学派后来也开始考慮到區別种(differential species),这些區別种在某一群落型中的多度使人容易区分这个群落型和其他群落型。然而,这个学派基本上仍然保持为植物区系学派,忽略了更詳細研究群落结构和群落生境。这个学派的首脑人物布瑙-布朗喀,领导了在法国南部蒙彼利埃建立的所謂国际地中海植物地理学研究站。人們现在常常按照这个研究站的名称把以布瑙-布朗喀为首的地植物学学派叫做 SIGMA 学派(該研究站名称 Station Internationale de Geobotanik Mediterranee 的縮写),而把这个学派的路綫叫做西格马主义。从 1933 年开始,这个学派的继承者(现在很多国家都有)就陸續发表了所謂植物群落志(prodromus)或志要(conspectus)。

最初的这种群落志是布瑙-布朗喀发表的。后来,很多作者也发表了类似的书:例如,柏林大学教授(德意志民主共和国)史加莫尼(Seamoni, 1955)发表了《中欧最重要植被单位概要》,匈牙利地植物学家施沃(Soo, 1957 b)开始发表有系統的“潘依区”植物群落概要(在《Acta Botanica Academiae Scientiarum Hungaricae》中)等等,施沃还提到各个不同作者为下列地区植物群落編写的十一本类似的群落志要:瑞士(Braun-Blanquet, 1948—1950), 法国南部(Braun-Blanquet, 1952), 爱尔兰(Braun-Blanquet u. Tüxen, 1952), 意大利东北部(Pignatti, 1954), 西德西北部(Tüxen, 1955), 捷克斯洛伐克(Klika, 1948, 1955), 荷兰(Westhoff, Dijk, Passchier, 1946), 比利时(Lebrun, Noortalise, Heinman, Vanden, Berghen, 1949), 西德南部(Oberdorfer, 1949, 1950, 1956), 匈牙利(Soo, 1950, 1951)。这一切的群落志要都是按照统一的原則而編写的:首先,把該地区的全部植被分为一些群綱,其次,把群綱分为一些群目,再分为群属,最后分为群丛,而且这一切的等級单位都按照特征种而命名。每一单位的名称都标明首次以这个名称而描述該单位的科学家的姓氏縮写,还举出該单位的另一个名称。这样看来,群落志要是按照“植物志”的体例而編写的。每一群丛都有简单的生境描述和分布区,或仅仅注明分布区。

植物区系学派还拟定了划一的群落野外描述方法,这种方法也在欧洲很多国家內受到采用。

描述方面通常吸引了植物区系学派代表人物的一切主要注意力。由于这一点,加姆斯(Gams, 1954)批判地指出:这个学派不是把群落分类当作认识群落的手段,而是看作最后目的。B. H. 苏卡乔夫(1956)指出,这个学派的工作对国民經濟沒有什么用处。波兰植物学家沙菲尔(W. Szafer)在他于 1952 年发表的《普通植物地理学原理》中也写道:在研究植被时,仅仅采取植物区系学观点是不够的,还必須采取生态学观点(中譯本, 1958 年, 第 13 页)。

最近,植物区系学派的代表人物本人也开始嘗試把他們所划分的植被单位更深

入地同环境条件联系起来。例如，1954年在巴黎举行的第八届国际植物学会議上，吐克逊(R. Tüxen, 德国)发言认为，每一群落型都必然有自己的特殊的土壤剖面，这个土壤剖面常常在形态特征方面而永远在物理化学特征方面不同于其他土壤剖面。

至于现代的苏黎世群落外貌生态学派，则应当认为瓦尔明(Warming)、施略脫(Schröter)、布罗克曼-耶罗什(Brockmann-Jerosch)、留贝尔(Rübel)以及后来的加姆斯(Gams)、留狄(Lüdi)、施米特(Schmidt)等人是这个学派的奠基者。这个学派认为仅仅用描述个别群落的方法来研究植被是不够的。它非常注意于在研究群落的地域性結合(复合体、垂直带、水平带)时密切联系环境因素，而首先是联系气候。这个学派頗为注意演替，而且使用演替頂极这一概念。在这个学派的較新的巨大著作中，我們將指出德国科学家梅塞尔(Meusel, 1940)关于中欧草原的綜合性著作以及瑞士人黑耶尔(Heuer, 1948)关于瑞士一个州的松林的綜合性著作。

这个学派又分出的一个独創性学派，现以苏黎世地植物学家施米特(Schmidt)为首。这个新学派是在研究阿尔卑斯山山地植被的条件下发展起来的；它的特点是非常注意植被垂直带，把垂直带看作植被的一个基本的大的单位。垂直带要以具有相似分布区并常常具有相似历史的植物种为特征。此外，每一植物带都可以用“标准”(model)植物群落來說明；而标准植物群落的观念是借助于下列方法建立起来的：把包括观测种类組成、生活型和結構特点的大量描述加以綜合。在个别情形下，不是把綜合化类型，而是把具体群落当作标准群落，但标准群落更常是用綜合方法推导出来的。这个新学派非常注意每一标准群落同其他垂直带植物群落的相互关系；也非常注意自然群落和由于人类活动而造成的群落之間的明显差异。

波兰地植物学家沙菲尔(Szafer)、庫里岑斯基(Kulczynski)、巴甫洛夫斯基(Pawlowski)等人和罗马尼亚地植物学家普什卡魯(Puscaru)等人，把群落外貌生态学派和植物区系学派的观点結合起来。他們非常注意复合体、垂直地带性、演替。一般說来，波兰地植物学学派是以 I. K. 帕却斯基的著作为起源的，而帕却斯基則把植被的现代演替和长期演替的研究排在第一位。在帕却斯基以后，华沙地植物学家玖巴尔托夫斯基(Dziubaltowski, 1925)也非常注意研究演替，他主要是研究小波兰高原草原植被的演替。

另一方面，布瑙-布朗喀的植物区系統計方法也对波兰地植物学家发生强烈影响，他們在划分群丛时就采用这种方法。1923年，沙菲尔、巴甫洛夫斯基和庫里岑斯基发表了关于塔特里植物群落的著作；在这部著作中，还提出了基本的方法論观点。现在波兰学派的代表人物除了保持自己过去的传统以外，还吸收了苏联地植物学学派的先进思想，尝试更深刻和更全面地研究植物群落的环境。此外，群落描述統計处理方法的进一步发展，也是波兰地植物学的特点。例如，它正在采用波兰数学家切卡諾夫斯基(Czekanowski)建議的独創性图解法，这种方法使得有可能充分客观地对大量的描述进行分类(例如，参阅 Matuszkiewicz i Polakowska, 1955; Matuszkiewicz, 1955; 的著作)。另一个独創性的图解法，叫做树枝状图解法(метод дендрита)，是在所謂弗劳茲拉夫分类的系統中拟定的(Florek 等人, 1951)，这种图解法也在波

兰地植物学中被用来进行群落分类。我們将在地植物学研究方法一章中叙述这些方法。

1956年，一批罗马尼亚地植物学家和农学家，普什卡魯(D. Pușcaru)、普什卡魯-索罗恰努(E. Pușcaru-Soroceanu)、帕乌卡(A. Pauca)、舍尔巴涅斯庫(I. Șerbanescu)等人，发表了关于布切治山脉高山放牧场的巨大专题著作。这部著作并不限于描述放牧场，而且含有关于放牧场的经济评价和改良的资料。还发表了一些林型学的研究。地植物学制图的工作也正在进行。

捷克斯洛伐克学派，根据它的一个杰出代表人物克里卡(Klika, 1948)的评述，最初受到德国的德鲁捷学派的强烈影响，这个德鲁捷学派的活动主要是在十九世纪末叶和二十世纪初期进行的。生态群落外貌观点是德鲁捷学派的工作的基础，就是说，这个学派在划分群系和其他植被单位时，并不是根据植物区系组成的详细分析，而是根据植物的某些生活型的优势度。德国的狄尔斯(Diels)、南斯拉夫的阿达莫维奇(Adamovic)、捷克斯洛伐克的多明(Domin)，都属于德鲁捷学派。可是，正象克里卡指出的，德鲁捷学派后来受到布瑙-布朗喀学派的影响，就是说，开始基本上采用植物区系学分析，而较少注意群落的生态。捷克斯洛伐克地植物学发展的道路也是这样。在二十世纪二十年代，多明开始按照德鲁捷的精神来发展地植物学，而后来很多捷克斯洛伐克研究家则一方面受到布瑙-布朗喀学派的影响，另一方面受到斯堪的纳维亚-利耶学派的影响。1954年逝世的布尔诺大学教授坡德贝拉(Podpera)院士的工作，占着特别的地位。在第一次世界大战期间内，坡德贝拉作为战俘来到俄国，在这里，他不但充分熟悉俄国植物学家及其著作，而且本人也进行了许多研究工作，主要是草原植被的研究工作。坡德贝拉的工作的特点是问题提法的广泛程度。例如，在他的一个报告中(Podpera, 1935年)，他建议采取三种观点来研究中欧的草原植被：(1)对构成草原植被的各个植物种的分布区进行分析，(2)对草原群落的种类组成和结构进行分析，并同苏联草原进行比较，(3)对草原群聚进行“超本体论”的(epiontologisch)研究，就是说，把草原群聚当作景观要素来进行研究，并联系到一切的环境因素——土壤、气候等等。

克里卡和B. B. 索恰瓦在《植物学杂志》1955年第三期发表的内容详尽的论文，阐述了捷克斯洛伐克地植物学的现代状况。

在匈牙利，地植物学研究工作在第一次世界大战后开展得颇为广泛，但直到最近10—15年内才成为真正精细的。布达佩斯附近的瓦茨拉托达的匈牙利科学院植物研究所，是这些研究工作的中心。1949年在那里举行的植物地理学会议，具有很大的意义。在这次会议上，拟定了整个匈牙利领土大比例尺地植物学制图的基本方针。这项制图工作在第二年(1950年)就开始进行，并且一直继续到现在。这项工作是地植物学研究的普遍活跃的刺激。如果说，在过去不久，匈牙利地植物学家施沃(Soo)、佐伊约米(Zólyomi)等人，基本上是按照布瑙-布朗喀的方法进行工作的，因而当然基本上仅仅强调群落的植物区系特征描述，那末，现在的研究工作已经较深刻地偏重于生态学。例如，佐伊约米及其同事(Zólyomi, 1954; Zólyomi等人, 1955)拟定的林型

分类法，在很大程度上是 II. C. 波格列布尼亞克和 B. H. 苏卡乔夫的方法的結合。可是，此外，佐伊約米等人并没有舍弃布瑙-布朗喀的群丛含义，而把布瑙-布朗喀的群丛包括在他們自己的分类方案中，作为若干相近林型合并成的单位。地植物学研究工作同其他研究工作、首先是同土壤和小气候研究工作的广泛綜合进行，也是现代匈牙利地植物学的特点；工作是由巨大的工作組进行的；植被的历史也受到頗大的注意。

在意大利地植物学家的著作中，我們將指出托马采利的著作(Tomaselli, 1956a)。柯爾納什(Kornas, 1958)在波兰发表了这部著作的书評；他对这部书的評价，认为写得很有独創性，并显示作者的渊博。托马采利用特殊的方式来处理某些地植物学問題。例如，他区分出两个学派：植物社会学学派和植物群落学学派，他认为布瑙-布朗喀学派属于前一学派，主要基础是所謂植物社会学分类。后一学派，即植物群落学学派，按照托马采利的意见，仅仅研究同具体生境有联系的具体群落，而據說放弃了对群落进行分类的嘗試。可是，不可同意托马采利关于似乎仅仅布瑙-布朗喀学派才研究植物群落分类的这种論斷。在苏联地植物学中，非常注意群落分类，并提出了群落分类的一些独創性的原則(苏卡乔夫、謝尼闊夫、拉孟斯基、波格列布尼亞克等人)。值得注意的，托马采利还断定：“古典”布瑙-布朗喀学派不但在德国(吐克逊)和美国(柯納德)产生了自己的分支学派，而且在蒙彼利埃本地，还分出一个以恩伯尔哲(Emberger)为首的“新蒙彼利埃学派”。

在同一年，即 1956 年，托马采利(Tomaselli, 1956 b)发表了第二篇論文。这篇論文含有作者在以“植物社会学和植被分类单位”为題目的討論会上发表的意见。这次座谈会是美国科学发展促进协会組織的，于 1952 年 12 月 30 日在美国密苏里州圣路易市举行。A. II. 謝尼闊夫(Шенников, 1958)发表了这篇論文的評論。1951 年在斯德哥尔摩的植物学会議上討論布瑙-布朗喀关于把他的分类法作为唯一有价值的分类法而普遍推广的建議时，托马采利的上述意见也成为討論的一个組成部分。在自己的发言和論文中，托马采利的目的在于使美国植物学家熟悉布瑙-布朗喀的植物区系学方法的基本論点，并对这些論点进行批判。正象該論文的評論作者所指出的，托马采利作出結論：在解决植被分类問題时，必須利用、协调和連合一切方法(植物区系学方法，群落外貌方法，生态学方法，动态方法)。

最近十年来，在西欧开始产生一些应用地植物学学派。例如，在西德，爱尔伦堡(H. Ellenberg)发展了“农业植物社会学”，他以这个名称为題发表了一本书(1950, 1952, 1954)。在奥地利，主持阿里亚赫应用植物社会学研究所的艾欣格(E. Aichinger)不是把主要注意力集中于描述某一群落，而是集中于确定这个群落在演替过程中是由什么样的其他群落产生的，而以后又可能为什么样的其他群落所演替。按照艾欣格的意见，只要利用群落的种类組成来指示现代和过去的环境条件以及它們进一步变化的某种可能性，就能够作出上述那样的結論。只有这样的观点，按照艾欣格的意见，才是真正对森林經營和草甸經營的实践有用的。

在轉而談到乌普薩拉(瑞典)学派时，我們將指出：正象贝金(Becking, 1957 年)

所写的,这个学派的特点决定于种类相当貧乏的斯堪的納維亞植被的单一性,以及决定于少数种类在大片地面上占优势的趋势。自然,这种情况不能促使按照布瑞-布朗喀的精神(就是說,首先根据专有种)采用植物区系学观点来研究植物群落。此外,为了在單調的植被中寻找尽可能多的差异,瑞典学派沿着尽可能更准确描述群落结构的道路进行工作。它不但确定整个群落的优势种,而且确定各层的优势种。描述是在一些不大的样方上进行的,大量描述的統計处理受到重視。基本单位不是群丛,而是較小的单位——基群丛(sociation),或者叫做群丛变型(association variant)。为了尽可能准确描述各层,其中包括草本群落的各层(虽然草本群落的各层常常很不明显),瑞典学派,例如裘-利耶(Du-Rietz, 1936),不但运用整个群落的分类,而且运用层的分类,并且为各层制定了与群落单位平行的很多单位。这两套分类看起来非常累贅,与其說具有理論意义,不如說具有形式的意义。瑞典学派中的宝贵之点,在于在描述群落时利用优势种,以及在于测定种的不同恒有度(constancy),这一点比测定种的确限度(fidelity)大大方便而且通用得多。

史約尔斯(Sjörs, 1956)的新的巨大綜合性著作中,叙述了乌普薩拉学派发生的历史以及它的发展和现代状况;这部著作含有斯堪的納維亞(主要是瑞典)植被的概述,以及各种不同分类法的簡要介紹。特別值得指出的,与裘-利耶相反,史約尔斯对累贅的分类法抱怀疑的态度,他认为分类法应当尽可能简单。史約尔斯在頗大程度上接近于群落外貌生态学派。

瑞典学派的方法在其他国家內,例如在捷克斯洛伐克、在莫斯科地植物学学派等等中,也得到了反映。此外,在西欧,最近有很多研究工作,把瑞典学派(也可以叫做结构学派)和植物区系学派的原則結合起来。这里所指的是出身于瑞典学派的挪威女科学家諾特哈根(Nordhagen, 1954)的著作,以及加姆斯的某些著作等等。例如,諾特哈根根据层优势种来划分群落的較低单位(基群丛),而根据专有种来划分較高单位(群属、群目)。

现代的丹麦学派接近于瑞典地植物学学派。丹麦学派也是在布鲁塞尔會議之后,从瑙基耶尔有关测定植物种在植物群落中的頻度的方法的著作(Raunkiaer, 1918)出版的时候起,就开始形成的。瑙基耶尔早在1905年就提出了独創性的植物生活型分类法,并在其后来的工作中利用这个分类法以研究群落。现在,丹麦学派仍然較多地接近于瑞典学派,但还有些不同:丹麦学派更多地注意生活型的类型(萧伦森、比約赫尔)。

芬兰学派在胡尔特(Hult)的工作之后,首先是在卡扬德尔(Cajander, 1926, 1949)建立的独創性林型学方向中获得了进一步发展。这个学派在确定林型时,主要注意草本层、小灌木层和苔蘚层,以指示土壤条件。可是,按照卡扬德尔的意见,可能存在着在生物学上同等的生境,而这时候,可以在各种不同的、但在生物学上同等的土壤上看到同一个林型。芬兰林型学的另一个研究家伊利威薩洛(Y. Ilvessalo)广泛运用了統計方法以研究卡扬德尔所划分的林型。伊利威薩洛在发展瑞典科学家关于群落最小面积的論点时,还拟定了林型最小面积的定义。另一些芬兰科学家(卡列拉、吐

奧米科斯基等人)的工作,則在高山植被、沼澤等方面。至于演替,則虽然演替學說最初是胡爾特在芬蘭研究得最詳細的,但後來它却在美國和英國得到了較大得多的反應。

正象上面指出的,西歐地植物學各學派的產生,在頗大程度上是同 1910 年布魯塞爾會議有關的。此外,某些重要的有指示性的著作的發表起着很大的作用;這些著作確定了各主要學派的基本方向。其中一些著作在會議以前不久出版,另一些則在會議之後出版。人們認為,瑞士科學家布羅克曼-耶羅什 (Brockmann-Jerosch, 1907)關於普什拉夫地區植物區系和植物群落的內容詳盡的著作的出版,對於最初的法國瑞士 (ZM) 學派的產生,是重要的刺激之一。至於從這個學派中分出植物區系學派,則在這一方面是由布瑞-布朗喀在 1921 年發表的著作《以植物區系為基礎的植物群落分類原則》奠定基礎的。四個科學家,裴-利耶 (G. E. Du-Rietz)、弗利斯 (T. E. Fries)、奧斯瓦爾德 (H. Oswald) 和坦格瓦爾 (T. Tengwall), 1920 年發表的著作《植物群落結構的規律》,可以認為是瑞典學派的第一部有指示性的著作。後來,裴-利耶在《在基群叢分析的基礎上研究植被》 (Du-Rietz, 1930)、《植被單位的分類和命名》 (1936) 這些著作中,作了重要的補充。

在轉而談到地植物學在英國和美國的發展時,必須指出,分出一個巨大的英美學派以及在英美學派內部再加以劃分,都是有根據的。可以說,上面已經提到的克列門茨 (Clements, 1916) 的那本關於演替的著作,為這個學派的形成奠定基礎;這部著作影響到“動態生態學”在美國和英國的發展;此後,在英國又出版了坦斯黎 (Tansley) 的很多有指示性的著作。這個學派最近幾十年來的發展,以“單元演替頂極” (monoclimax) 和“多元演替頂極” (polyclimax) 的擁護者的上述分化為標誌。現在,多元演替頂極理論獲得越來越大的推廣,這個理論認為:在每一個氣候帶內,不僅有一個演替頂極類型(據說一切其他的群落在其發育中都趨向這個演替頂極類型),而是有幾個或甚至很多個演替頂極類型,這些演替頂極類型決定於土壤、小氣候和其他局部條件。在不久以前出版的綜合性著作中,歐斯汀 (Oosting, 1956) 寫道:隨著時間的推移,單元演替頂極的支持者越來越減少,而它的反對者越來越堅定。

漢森 (Hanson, 1958) 指出,還有一個既不適合於單元演替頂極理論、也不適合於多元演替頂極理論的演替頂極概念。這個所謂“種群圖案”演替頂極理論 (the population pattern climax concept), 不僅否定了作為每一個氣候下唯一穩定群落型的單元演替頂極,而且否定了作為很多群落型的綜合體的多元演替頂極(因為任何真實的群落類型都被根本否定了)。重心從群落移到種群,這些種群造成的圖案(鑲嵌)由於一切環境因素的變動而左右搖擺。這個理論在威特克 (R. H. Whittaker) 的著作中表現得特別明顯,它符合於紐約植物學家格里遜 (Gleason, 1936, 1939) 的觀點;格里遜的觀點如下:植物群叢是個體性的,就是說,每一個群落都是一个特殊的群叢,因為自然界中不存在著彼此完全相似的群落。格里遜的立場在很大程度上類似於 J. G. 拉孟斯基的立場,因為後者也過低估價群叢作為把相似植物群落合併起來的類型的意義。

加拿大科學家丹塞羅 (Dansereau, 1957) 並沒有對演替頂極的各个不同概念進

行批判,但他却为演替頂极作了一个定义,从这个定义中既不能看出演替頂极的充分稳定性,也不能看出演替頂极完全由气候所制约。按照丹塞罗的說法,演替頂极是这样一个植物群落,它在該地段上在不定期的时间內是稳定的,并且局限于土壤极为分化的排水良好的生境<sup>1)</sup>。

一个特殊的学派正在伊格勒(Egler, 1947, 1951 等等)的著作中拟定。伊格勒在研究夏威夷群島的热带植被时,得到了結論,认为演替頂极的观念已經不再是有用的。这个观念在研究較简单的北方植被时曾經起了积极的作用,但即使在那里,这个观念在最近 20 年来也遇到那么多的保留和限制,例如多元演替頂极、亚演替頂极(Subclimax)、先演替頂极 (Proclimax)、前演替頂极 (Preclimax)、后演替頂极 (Postclimax)、分歧演替頂极 (Disclimax) 等等,以致純粹的演替頂极实际上已經不剩下任何东西了。至于在热带內进行研究时,則甚至演替頂极的这样詳細划分也似乎是过于简单的。伊格勒发现,现在,“演替頂极”这一术语包括了各个不同科学家的无数概念,它有点象地质学中的“准平原”这一概念,表示各种不同或多或少稳定的群落。因此,伊格勒在其一次研究工作中描述夏威夷群島的植被时,完全放弃使用这个术语。伊格勒使用植物区系区 (флористическая площадь) (大致相当于苏联植物区系学家的“округ”)、植被带(растительная зона)、陆地型(land type)、群落、小地段型(microsite-type)这样的术语,作为植被单位。

在另一部著作中,伊格勒对美国植物生态学的四个学派作了值得注意的批判分析:动态生态学(克列门茨)、个体生态学(多本迈尔)、群体生态学(欧斯汀)、共生植物生态学(麦克杜戈尔)。这个簡要評論基本上与其說涉及地植物学本身的问题,不如說涉及植物生态学及其同地植物学的联系。

伊格勒贊成格里逊关于“植物群丛的个体性”的立场,而反对克列门茨的整体論(这是一种神秘哲学,认为整体不决定于其組成部分,就是說,整体单方面地控制其組成部分)。例如,他认为克列门茨把植物群落当作比个体总和更多的某种东西,这是克列门茨的整体論,虽然恰恰在这一点上实际上沒有任何整体論。在演替頂极理論中,整体論表现在另外一点,就是說,表现在忽略演替頂极群落的“自身运动”因素,表现在认为演替頂极完全服从外界环境的命运。总之,在伊格勒的著作中,我們看到进步的傾向,他从哲学的立场对美国地植物学作了深刻的批判,但这个作者的个别結論并不永远是正确的。

在植物群落的結構方面,英美地植物学中有两种观点。在顾达尔(Goodall, 1952, 1953)、柯特姆和庫尔提斯(Cottam a. Curtis, 1949, 1956)及很多其他科学家的著作中,可以看出他們忽略群落的水平分化。他們认为群落的空間规律性仅仅在于个别个体或其种群的合乎規律的配置 (Whittaker, 1953), 特別是各个个体之間的距离似乎符合于一定的数学公式。这样的傾向在較大程度上是美国地植物学家所特有的,虽然它在英国也有拥护者,例如,阿齐巴尔德(E. E. Archibald)、大卫(F. N. David)等人。然而,此外,正是在英国,最近 10—15 年来,在植物群落結構的研究方面还发

1) 参阅丹塞罗《生态学远景中的生物地理学》(Dansereau, 1957) 一书末尾的詞汇。

展着一个完全不同的方向。这里所指的是瓦特(Watt, 1947)、瓦伦-威尔逊(Warren-Wilson, 1952)、普列(Poore, 1956)、霍布金斯(Hopkins, 1957a, 1957b)的著作。这些科学家把群落解释成各个小“斑点”(瓦特)或“基本单位”(霍布金斯)的“图案”(pattern)或镶嵌。瓦特强调指出，构成群落的每个小斑点，都有自己的发育循环，但它的发育循环决定于该群落的其他相邻小斑点。这样看来，图案的存在丝毫不排除整个群落的一定完整性。正象下面我们将看到的，这样的观念接近于我们对镶嵌性的理解，这些小斑点不是别的，而是小群聚(小群落)。可是，在演替顶极理论的影响下，瓦特认为，虽然小斑点也随时在变化，但它们仅仅从一个小斑点变成另一个小斑点，任何新东西都没有产生，整个演替顶极群落仍然保持原来的样子。这样的观点不同于我们关于植物群落不断前进发育的观念。我们认为，各个小群聚不但彼此演替，而且产生在该群落内从前并不存在的新的小群聚。

植物群落结构的研究并不限于群落的地上部分。威卫尔(J. E. Weaver)及其很多学生在从美洲草原和森林到沙巴拉植被(美洲亚热带地区常绿灌丛)的植物群落中进行了大量的根系研究工作。

我们已经屡次指出，无论单元演替顶极理论和多元演替顶极理论，都承认稳定化，就是说，认为演替顶极群落丧失了进一步发育的内部刺激。可是，外部原因，首先是气候变化和人类影响，都能够导致演替顶极的非常剧烈的变化。美国地植物学家和生态学家接受这一点，他们对植被的历史表现出非常大的兴趣。他们给予美洲草原起源的问题以特别大的注意，特别是注意关于美洲草原在多大程度上是原生的、而在多大程度上是由人类活动造成的这一问题。现在，美国已经很少人支持美洲草原纯粹人为起源的意见。人类连同放牧和焚烧，引起了很大的变化，固然常常促成美洲草原在森林地点的产生。但美洲草原的明显中央部分是原生的，甚至在第三纪起就奠定基础。保持相对不变状态的美洲草原残遗群落，受到很大的注意；在美洲草原上以及从美洲草原到森林的过渡带内，正在建立定位研究站。在定位研究站中，进行着关于植物之间生存斗争的有理论意义的实验，以及研究割草场和放牧场的生产率，拟定对这些草场加以改良和正确利用的步骤。

在全面涉及美洲草原起源问题的一些新的巨大综合性著作中，可以举出威卫尔(1954)和马林(Malin, 1956)的著作。

伊利莎白·布劳恩(Braun, 1950, 1955 和一些较早期的著作)全面研究北美落叶林的历史。她认为这些群丛是由最初未分化的多树种森林而逐渐形成的。

在评价整个英美地植物学学派时，可以说，它比每一个西欧学派都较为多方面的。它给予植物群落演替问题的较大注意力，使它能够更好地为实践的需要服务。可是，虽然这个学派常常叫做动态生态学学派，但它的大多数代表人物都深信植物群落最后稳定化是不可避免的，就是说，深信植物群落最后将停止自身发育。在本质上无论单元演替顶极的支持者和多元演替顶极的支持者都赞同的这个论点，使得英美学派大大不同于苏联学派。

在印度，地植物学在很大程度上是在演替顶极理论的影响下发展起来的，虽然苏

联学派的观念也渗入森林地植物学中，特别是 1954 年在印度举行的国际林业會議之后更是如此。印度科学家巴魯查(Bharucha)和普里(Puri)的著作具有很大意义；在他們的領導下，产生了独創性的地植物学生态学学派。1959 年在蒙特利尔(加拿大)举行的国际植物学会議上，普里作了《印度森林植物学中的演替頂极观念》的报告。在这篇报告中确定，单元演替頂极(决定于气候的演替頂极)的理論，适用于印度的一切植被型和一切地区。可是，既然該作者除了气候性演替頂极群落以外，还采用土壤性和生物性的变型，这样他就实际上接近于多元演替頂极理論。普里在那次會議上的第二篇报告专门討論印度植被的“过去、现在和将来”。該作者认为印度大部分領土上的演替頂极植被是第三紀常綠林。在更新世冰川作用期間，針叶林侵入喜马拉雅山区；现在，針叶林和櫟林-針叶林的演替系列群落，在那里同櫟林演替頂极一起出現。薩王納植被、草原(grasslands)、荒漠和灌丛是幼齡的形成物。常綠植被大大蒙受自然因素和人类影响的破坏。未来的印度植被将在广大面积上分布着由 *Cedrus*、*Dalbergia*、*Shorea*、*Tectona*、橡胶树、桑树和可可树那样的重要經濟树种构成的人工森林。常綠的气候性森林演替頂极具有受到破坏和消灭的倾向。

在中华人民共和国，生态学家和地植物学家侯学煜非常注意土壤气候条件和岩石的指示植物。这些指示植物主要是个别的植物种，但有时是植物群落。近年来，侯学煜发表了中国植被分区图。

祝廷成研究中国东北的草原植被。例如，他在 1955 年发表了齐齐哈尔东北的薩尔图附近碱土区植被的分析。在这篇論文中，运用了植物群落学方法，并刊出投影图、剖面、地植物学图。

森林的研究受到很大的注意。这些工作由中国科学院各研究所来领导，其中包括在北京的植物研究所和它在昆明(云南省)附近的热带分所，以及在沈阳的林业土壤研究所。

## 第五节 地植物学研究工作的国民经济意义

地植物学在其发展的现代阶段內的首要和基本的任务，在于确定植被作为极重要自然資源的意义，在于研究和在地植物学图上标明植被的现代状况和潜在可能性，以便加以正确利用和改造。E. M. 拉甫連科在其《野外地植物学》(第一卷在 1959 年出版)方法指导的緒論一章中，用下列的話說明地植物学的国民经济意义：“无论是野生植物或者是栽培植物，都几乎永远是在群落中出现的。除了其他的植物学分科以外，地植物学——关于植被的科学——是森林經營、草甸經營和大田作物栽培的生物学基础。植被是我国的基本自然資源。这就說明了地植物学研究工作的巨大国民经济意义”(第 68 页)。

地植物学研究工作在选择土地以便耕种时以及在拟定土地利用规划时，起着显著的作用。植物群落类型是土地质量、土地适合耕种和开垦来播种某些作物的程度之指示者。根据自然植被的組成和特征，可以判断土壤的机械組成、盐化度、碱化度和沼泽化程度。因此，在开垦生荒地和熟荒地时，地植物学家的参加能够大大加速和

減輕土壤学家的工作。

在沼泽排水和利用的問題方面，地植物学研究工作的意义也非常大。根据各个不同植物群聚的分布，地植物学家确定沼泽类型，其中每一类型在排水和利用于播种某些农作物方面或者在利用泥炭資源方面，都要求特殊的步驟。因此，沼泽地段的地植物学图是沼泽利用的必要基础。

在林业中，林型的划分具有更大的意义。林型的划分使得有可能不是籠統地为整片森林、而是分别为每一林型或至少为每一組相近的林型来拟定經濟开发計劃。虽然林型学的历史表明，林型学历史中的第一步不是由地植物学家开始，而是由林学家开始的，但后来，在描述林型和加以分类时，地植物学方法是完全必要的。

国民經濟要求拟定森林、草甸、沼泽、荒漠、冻原和其他植被类型的分类以便加以正确利用；这种要求在本质上就是使地植物学发展成为一个特殊科学部门的最重要刺激之一。

地植物学的經濟运用的另一領域，是建立人工植物群落以及借助于对自然植物群落的組成和結構加以某种破坏的方法来改变自然植物群落。在草甸上加播牧草，为人工播种的草甸选择混合牧草，割草场和放牧场的施肥，沼泽化草甸的排水和塔头墩子的清除，营造人工林(其中包括护田林带)，——这一切措施在拟定时都需要地植物学方法。

除了土壤区划和气候区划以外，除了研究各植物栽培部门单位面积产量和动物飼养业生产率的现代分布情况以外，农业区划也以地植物学制图作为必要的环节。正象下面将詳細表明的，某种土壤气候条件以及經濟可能性之較可靠的指标，不是个别植物种，而是植物种的組合(群落)，而后者只有在运用地植物学方法时才能进行研究。地植物学調查在进行小区划时具有特別的价值。例如，在苏联的很多南方地区內划分亚热带小区域时，地植物学調查已經起了极其显著的作用。

上面我們仅仅列举同地植物学有密切联系的某些国民經濟問題。

我們附带提一下，在我們这个最大限度利用自然财富的时代內，保护大自然的措施的意义大大增加。原生植被或者甚至人类較少破坏的植被的地段，应当保存下来，作为过去状态的証据，以及作为举行各种观察和試驗的基地。为了今后更好地、更合理地利用植被資源，在禁伐地上进行观察和試驗是必要的。

## 第二章 群落內各植物間相互作用的基本特点

群落內植物和环境之間的相互作用是非常复杂的。为了更好地說明这些相互作用，必須从历史的观点来观察植物群落。成型的群落，不是植物的偶然組合，而是在演化过程中經過数百年以至数千年而形成的，在这个过程中植物在頗大程度上适应于在自然条件下而一起生长。

例如，大家知道，在阴暗森林中定居的草本植物，非常适应于阴暗，以致它們中間的很多种在人工照明下将蒙受損害。这种对阴暗的适应性是經歷数千年由于自然选择的結果而造成的。

可是，仅仅用对阴暗的适应性，当然不能解釋某一森林的草本植物区系的一定組成。北方和南方的阴暗森林在其草本植物区系方面常常是显著不同的。由此可见，除了阴暗这一因素以外，气候、土壤、某一种的分布历史等等在那里都起着作用。

但是問題还不限于这一点。群落本身不是停滞的形成物，它不断在改变着。季节性变化属于群落的較迅速的变化。例如，同一阴暗森林中的草本层的組成和結構，在春季和夏季是不同的。一些草本植物种在春季开花，而另一些种在夏季开花。如果森林是落叶的，那末，森林中的阴暗程度，在夏季比在春季大得多，善于适应阴暗的草本植物因而恰恰在夏季发育。除了植物群落的相当迅速的季节性变化以外，还有另一些較慢的、表现在一个群落为另一个群落所演替的变化。当植物在“新生境”定居时，例如，当植物在河流冲积的砂地上丛生时，一个群落为另一个群落所演替的现象表现得特別明显。起初，砂地上出现稀疏的草丛，这个草丛常常仅仅由一个种构成，例如木贼属(*Equisetum*)的一个种。随着时间的推移，其他草本植物种，柳叶菜属(*Epilobium*)、拂子茅属(*Calamagrostis*)等等，逐渐进入該草丛，因而形成混交植丛。后来，乔木树种，例如柳属(*Salix*)的幼苗开始出现；由于这些幼苗的迅速生长，大約經過 10 年，該地点已經形成柳丛，其中的草本植物占据第二层，而且草本植被的組成在这时候也发生变化。

在这个例子中，虽然植物群落的变化是連續进行的，但仍然可以很容易地把这种变化划分为三个基本阶段，三个在时间上彼此演替的基本植物群落：

- (1) 常常由一个草本种构成的稀疏草丛；
- (2) 由几个草本种构成的稠密的混交植丛；
- (3) 以柳树为上层而以草本植物为下层的混交的二层植丛。

在这个演替过程中，群落內部的各个种之間以及整个群落同环境之間的相互关系，发生了什么变化呢？

在稀疏的木贼植丛中，植物的相互影响仍然相当微弱。在稠密的混交植丛中，植

物已經发生强烈的相互影响，因此，在稠密植丛中不能生长的那些种，就逐渐为較能适应的其他种所代替。

土质的特征也发生变化。在木贼植丛下，仍然是疏松的未固定的砂；随着腐敗的植物残体在砂中的积累，土壤出现一个含腐殖质的上层。为风和水所运积的粘粒和粉粒，同砂的表层混合起来，并且为土壤胶体所粘結，形成土壤小团块。这样，砂就逐渐固定，逐渐富有腐殖质、粘粒和粉粒，并变成土壤。在柳丛下面，土壤通常已經具有非常显著的剖面。同砂比較起来，土壤保証种类較丰富的草本植被生长的可能性。这样看来，在象柳丛这样較复杂的群落的形成过程中，土壤逐渐形成，而土壤本身又促成植物群落的复杂化。

群落和环境的相互依存，在一个群落为另一个群落所演替的过程中表现得极为清楚，而在湖泊植物丛生时则反是特別显著。随着植物残体在湖底的积累，岸边的湖底逐渐变浅，并变成沼泽。这时就造成完全不同的环境条件，植被的种类組成因而发生剧烈的变化。如果說，湖中的植被是由藻类、睡莲、眼子菜等等构成的，那末，我們在沼泽上已經看到芦葦(*Phragmites communis*)植丛，后来随着半分解的植物残体(泥炭)的积累，芦葦通常受到各种不同的莎草科植物(*Cyperus*, *Scirpus*, *Carex* 等等)的排挤。这里可以清楚地看出正在改变的群落和正在改变的环境的相互依存，而且环境的变化(湖泊的变浅和泥炭在沼泽上的积累)在頗大程度上是由于植物本身和整个群落的生活活动而引起的(图 4)。

除了河旁砂地和湖泊的植物丛生以外，还有許多其他情形，表明植物在新生境定居，植物群落形成和演替，并逐渐复杂化。例如，人們叙述过悬崖、不动的石质緩坡麓积物、可动的陡坡麓积物、凝固的熔岩流、粘土裸地等等的植物丛生。在这样的新生境內，先鋒植物常常是低等植物：藻类和地衣，更不用說显然到处都是先鋒植物的細菌了。后来，常常出现草本植物，再后来則是木本植物；然而在很多情形下，例如



图 4 湖泊植物丛生之后形成的沼泽化草甸，其上有苔草(*Carex omskiana*)塔头墩子(哈薩克共和国)

在河漫灘的很多生境內或在草原帶內，喬木和灌木根本不出現。但是，甚至在彼此演替的草本群落內，也很容易觀察到結構的逐漸複雜化：種數增加、分化成層、小群落出現等等。

導致群落複雜化的動力，是什麼呢？這種動力首先是在植物稍微稠密生長時在植物之間不可避免產生的各種各樣的矛盾。這裡所指的既是不同植物種的各個體之間的矛盾，也是同一個種的各個體之間的矛盾；這些矛盾表現在遮陰、機械擠迫、根分泌物和其他分泌物的有害影響等等那樣的相互制約。這裡所指的也包括人們經常提到的爭奪水分和土壤營養物質的競爭現象，雖然同遮陰、機械擠迫和不利的化學影響比較起來，大概應當認為競爭現象起着較小的作用。群落內植物之間發生的這一切矛盾，通常總稱為“生存鬥爭”這一概念。

可是，正象 B. H. 苏卡喬夫（1953 年）所正確指出的，“生存鬥爭”和“競爭”這些術語根本不適於應用於植物界，因為它們不能反映植物的種內關係和種間關係的全部本質。

在植物群落中，植物同環境之間以及植物通過環境而發生的彼此之間的相互關係，非常多種多樣和複雜，以致用生存鬥爭這一稱號把一切相互關係連合起來，在我們的現代知識水平下已經是不容許的。

植物之間的相互關係是極其矛盾的，其中既有競爭，也有互助。例如，毫無疑問的，在僅僅由一個喬木樹種構成的稠密樹林中，發生著某種相互抑制（無論是否把它叫做種內鬥爭，它都在發生著），然而，最近 10 年來，已經發現了同一個種一起生長的樹木的根系連生的事實；我們將在下面詳細討論這些事實。大家知道，甚至象歐洲雲杉 (*Picea excelsa*) 那樣的耐陰樹種的幼苗，也不能忍受母樹林冠的極其強烈的遮陰，但它們在母樹林冠完全清除時也會死亡。因此，只能夠極其象徵性地把“生存鬥爭”、“競爭”、“互助”這些術語應用於植物群落；而且要提醒，這些術語是極其公式化的，它們在大多數情形下僅僅反映較複雜的現象的各个方面之一。提到構成群落的各植物個體之間的矛盾和互惠，才是更正確的；而且必須認真分析這些矛盾和互惠，擬定它們的分類，這樣將大大幫助進一步研究植物群落。

人們曾經提出了關於群落內各植物間相互關係或所謂相互作用的若干分類法。在蘇聯科學家建議的各種分類法中，應當首先提到 B. H. 苏卡喬夫（1956）和 A. A. 柯爾查根（Корчагин, 1956）的分類法。E. M. 拉甫連科（Лавренко, 1959）在為《野外植物學》第一卷所作的序言中，也曾經引用過上述第二種分類法。按此分類法，群落內各植物間的相互關係分為下列幾類。

#### 直接相互關係

- (1) 寄生的相互關係；
- (2) 共生的相互關係；
- (3) 生理的相互關係，在根連生時觀察到，某些喬木樹種的一個種的各個體的根常常這樣；
- (4) 生物化學的相互關係，借助於高等植物[相互影響 (allelopathie)]或伴生微生物直接製造的分泌物而實現；

(5) 机械的相互关系,例如一株乔木的树冠受到另一株乔木的枝所“撞击”,以及乔木和藤木植物之間的相互关系;

(6) 附生的相互关系。

間接相互关系

(7) 造成环境的相互关系;

(8) 竞争的相互关系。

我們同意把相互作用分为上述八类,但不贊成把它們归为两大类——直接相互关系和間接相互关系,因为这样的划分在本质上可能仅仅具有象征性的相对的性质。上述 8 类相互作用并不是永远能够清楚地彼此分开。例如,树枝的撞击可能不但具有机械的性质,而且在頗大程度上也具有生理的性质;附生的相互关系在很多情形下很难同造成环境的相互关系划分开来,等等。

群落的垂直分化实际上导致群落内部的矛盾的某些减弱;这一点已經可以从下层植物对阴暗的适应性以及对由上层造成的整个环境的适应性看出来。也不应当忘記,除了地上成层现象以外,还存在着地下成层现象,后者表现在根系的成层分布;这一点当然减弱群落的各个不同种之間争夺水分和土壤营养物质的竞争。群落的水平分化对群落内部植物相互关系的影响,远为较少被人研究过。在这一方面,Ю. II. 比亚洛維奇(Бяллович, 1953)的著作是值得注意的;在这部著作中,第一次嘗試在實驗上表明植物群落内部存在着各个植物群(группы растений)之間的相互关系。比亚洛維奇观测和分析了马里乌波尔农学森林改良試驗场的試驗地上由櫟、皂莢、櫻和其他树种构成的純林(由一个种构成的树林)中的自然稀疏,他作出結論:对由一个种构成的稠密植丛中一部分个体死亡发生影响的基本因素,并不是各个体之間的相互作用,而是各个不同层(由于一个种的各个体的分化而产生的层)之間或者树林的中央部分和外圍部分之間的相互作用。植丛的中央部分和外圍部分之間的相互作用,恰恰是各个小群聚的相互作用。比亚洛維奇指出:在植丛中,根本不发生一个个体对另一个体的孤立影响,只可以說存在着整个树林或树林的一部分对一个个体的影响。然而,比亚洛維奇仅仅研究单种植丛,在这里,小群聚仅仅处于原始的状态,各个层还不能充分清楚地表现出来。至于在較复杂的多种群落內,各层之間和各个小群聚之間的相互关系以及层和小群聚对个别个体的影响,是較为多方面的也是复杂的。

群落內的生长过程,永远在植物上留下一定的痕迹。例如,可以观察到在森林中成长的树木的树冠在形状和大小方面的变化(与在开闢地点成长的树木作比較)。在开闢地点成长的树木,从較低得多的部位起就开始分枝,而树冠呈现开展的或金字塔的形状。相反地,在森林中成长的乔木,从树干很高处起才开始分枝,而树冠較为紧密。在树干形状方面,也可以观察到差异:在开闢地点成长的乔木的树干較粗、較短和較呈圓錐状,就是說,越上面越細的程度,比在森林中成长的同一种和同一年齡的树木表现得强烈得多。在植丛中和成星散分布状态的草本植物的生长特征,也是不同的。在第一种情形下,植株較匀称,較高,侧枝較短;在第二种情形下,植株外貌較为矮壯,植株較常分蘖,侧枝較长。相互的影响不仅是由于空間本身的不足,而且也

是由于光綫、水分、土壤矿物质的不足。例如，在森林中成长的树木的树冠形状，不但决定于树冠受到相邻树木树冠的机械挤压，而且决定于受到它们的遮阴，因此，下面的枝相当迅速地死亡。

单株成长的树木的树干形状，接近于圆錐状，或者象林学家所說的尖削状，也是很多因素的函数；这些因素的作用在森林中受到限制，或者发生根本变化。

在不久以前发表的論文中，B. H. 苏卡乔夫(1959)提出了下面的观点：群落通常在某种程度上压制植物的生长和发育，使植物丧失表现其一切潜在可能性的条件。这一点不仅是指在某一群落中起着次要作用的植物种，而且也是指在該群落中占优势的种。苏卡乔夫举出值得注意的数字。例如，在草甸上生长的虎耳草状茴芹 (*Pimpinella saxifraga*)，具有 50—60 厘米的平均高度，每一植株通常仅仅形成一个茎，其上带着 5 个复伞形花序，共含有 1,200 朵花。同一个种，当生长在群落之外的土壤未发育的粘土渠的边坡上时，达到 1 米以上的高度，而且一个植株形成大約 20 个茎，含有 147 个复伞形花序和 75,000 朵花。

为了要查明，在群落外成长的植物的蓬勃营养发育是否导致它們种子繁殖能力的降低，B. H. 苏卡乔夫做了多花序蒲公英 (*Leontodon autumnale* L.) 的比較栽培实验，所用的种子一部分是从在小畦上自由生长下蓬勃发育的植株上采集的，一部分是从在草甸上的植株上采集的。在栽培下，这两部分种子都长出很好的幼苗，而且第一部分种子甚至具有較好的质量，而由两部分种子长成的植株在生长和发育上則沒有显著差別。

B. H. 苏卡乔夫推測，在群落外成长时，植株呈现一些形态特点、生理特点和生物学特点，这些特点在群落內可能完全不表现出来。他写道：“植物在群落內的这种經常蒙受的抑制，必然影响到在自然界中物种形成过程的方向和速度，这是在研究物种形成过程时应当考虑到的”(第 46 页)。

T. A. 拉波特諾夫 (Работнов, 1950) 拟定了关于植物生活中的所謂处女期的概念。由种子发育成的每一个植株，都順序经历着下列的状态：幼苗状态，少年状态和成年处女状态。后一状态一直繼續到植株达到性成熟的时候。T. A. 拉波特諾夫多年研究草甸群落內的植物的生活循环，并作出結論：在草甸上，多年生草本植物通常比在苗圃中发育得慢些，并具有較长的处女期。草甸群落中的某些植物，在不早于 20 岁齡的时候开始开花；在个别情形下，处女期的长短达到 40—50 年。固然，草甸草本植物的生活循环不但决定于自然原因，而且决定于人类影响(割草、放牧)，然而，在这种影响停止时，生活循环的基本特点仍然保存下来。这样看来，在草甸群落中的生长，肯定延緩植物的性成熟。

由于长期相互适应的結果，群落的各个不同种之間逐漸确立一定的相互关系。这一相互关系不仅在于斗争，不仅在于矛盾，而且在于互惠。例如，互惠表现在各个不同种的营养特点，这些种在这方面常常能够互补长短。

B. P. 威廉斯(Вильямс, 1939)指出，在草甸植被发育的疏丛阶段中，“豆科植物在沒有为禾本科植物所占据的空間中发育，利用大气的游离氮，并由于自己的一年生地

上器官的分解，而以可利用的氮素养料，补充了禾本科植物的营养。在草甸上，逐渐确立了禾本科植物和豆科植物之间的已知的正常数量比例”（第 117 页）。

深深伸入土壤中（常常深达 2—4 米）的豆科植物的根，不但消除生根不深的禾本科植物由于争夺矿物养料的竞争，而且促使禾本科植物更好地发育。问题在于豆科植物把植物灰分营养元素从较深的土层中搬运到上层来；而且必须指出，钙盐很容易为豆科植物的根所利用，这一点是特别重要的。豆科植物的一切器官通常含有很多钙；当豆科植物死亡时，土壤表层富有这种元素。土壤含钙丰富，导致土壤结构的改良，因为腐殖质在吸收钙离子时，获得了牢牢胶固土粒的能力，形成显著而充分稳定的小团粒。豆科植物和禾本科植物在一起生长时，以最好的方式促进土壤团粒结构的造成。而在没有豆科植物时，禾本科植物灰分中占优势的其他一价金属离子，逐渐把吸收性的二价钙离子从腐殖质中排除出去，这一点导致团粒结构的丧失。土壤成为单粒性的；而在这样的土壤中，正象威廉斯所讲的，毛管性和粘结性占优势，稳定性完全丧失。

群落的一些种对另一些种的有利影响，以极其多种多样的方式表现出来：从一些植物对受到另一些植物所遮阴的适应性，直到在对土壤化学机制的严格要求方面的相互补充，以及通过根际、根分泌物和其他分泌物的相互影响，等等。互惠的很多方面现在还没有充分研究，这些方面的存在常常只能根据间接资料来推断。然而，群落的各个不同种的互惠的确存在，而且也逐渐为直接的实验所证实。

德国科学家克纳普（Knapp, 1954）进行了金车菊（*Arnica montana*）的试验；这种植物在自然界中主要生长在酸性土上以密丛禾本科植物甘松茅（*Nardus stricta*）占优势的群落中。克纳普把金车菊种植在一些组合中，既与在自然界中同它一起出现的那些植物种构成组合，也与适合于在肥沃土壤和富钙土壤上生长的那些植物种构成组合。试验表明：在相当于金车菊自然生境的酸性土壤上，金车菊在与某些种构成的组合中生长得较好，这些种恰恰就是在自然界中同它一起出现的那些种。同时，金车菊的这些经常的伴生种，在酸性土壤上也比肥土植物和钙土植物生长得更好。在酸性土壤上，金车菊的伴生种似乎能够同金车菊更强烈地进行竞争，并抑制金车菊，况且，正象克纳普的另一次试验所表明的（图 5，右方），金车菊本身在酸性泥炭上比在肥沃土壤上生长得稍微坏些。可是，实际上，我们不但没有观察到金车菊在酸性泥炭上同伴生种一起生长时受到抑制，而且相反地，金车菊本身在这些条件下却生长得更好。由此可以作出结论：在自然界中与金车菊伴生的那些种对金车菊的影响中，起着主要作用的不是竞争，而是互惠。

克纳普报导了霍夫曼（H. Hofmann）的试验；后者在试验盆中种植了红马唐（*Digitalis purpurea*）和颠茄（*Atropa belladonna*），既有单纯栽培，也有同某一其他种构成组合。试验结果根据植株或枝条的干重来进行评定。当时发现，苦艾（*Artemisia absinthium*）、白三叶（*Trifolium repens*）和某些其他种大大抑制红马唐的发育，相反地，壁生莴苣（*Lactuca muralis*）和欧洲变豆菜（*Sanicula europaea*）却加强红马唐的生长。值得注意的，最后这两个种也都加强颠茄的生长。在这些试验中，特别值得

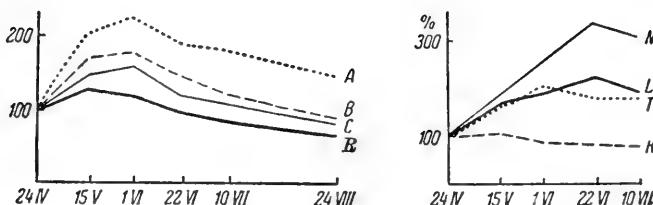


图 5 金车菊 (*Arnica montana*) 的发育 (引自 Knapp, 1954)

左方——金车菊在泥炭上單純栽培和混合栽培时的发育: A. 与甘松茅构成組合; B. 与干燥鈣土的貧瘠生草土植物构成組合; C. 与肥沃草甸植物构成組合; R. 单純栽培。

右方——金车菊在各种不同土壤上的发育: N. 在粘壤土上并施用硝酸銨; L. 在粘壤土上; T. 在泥炭上; K. 在粗鈣土上。

横坐标: 日期。纵坐标: 莲座丛的相对直径 (以 4 月 24 日測定的平均直径作为 100)。

注意的是下面一点: 頗茄在野生状态下是森林植物(克里米亚、高加索、喀尔巴阡山的山毛櫟林), 而紅馬唐是半森林植物(西欧山区內的森林边缘和林隙地), 然而, 恰恰是森林种——壁生萬苣和欧洲变豆菜——能够加强它们的生长。在这里, 可能是根分泌物和其他分泌物发生有利的影响。

T. Д. 李森科提出了关于植物和动物的一个种各个体間无生存斗争的論点。李森科的这个論断引起了許許多的反对意见, 这些反对意见主要发表在 1951—1955 年的《植物学杂志》上, 在这里, 这些意见成为关于物种和物种形成的討論的材料。

现在, 很多科学家完全拒絕这个論断, 认为它并没有为实际情况所証实。B. H. 苏卡乔夫(1953)以及后来 C. Я. 索科洛夫(Соколов, 1956)提出了特別多方面的理由来反对李森科的論点。

从 T. Д. 李森科的意见中可以看出, 他在反对种內斗争时, 所否定的并不是植物和动物的一个种各个体間的任何矛盾, 而是否定对抗性矛盾。可是, 李森科的反对者通常忘記这一点, 并认为他否定一个种各个体間的任何矛盾。李森科本人沒有充分清楚地强调他恰恰是否定种內相互关系中的对抗作用。

有一切的根据可以认为, 在由几个植物种构成的植物群落中, 最重要的矛盾不应当从一个种各个体間的关系中去寻找, 而应当从不同种的各个体間的关系中去寻找。但是, 一个种各个体間当然也不能不产生矛盾。因此, 如果把“斗争”一語理解为矛盾的同義語, 那末, 在这种意义上, 就可以說有種內斗争。此外, 还有許許多証據証明种內相互关系不同于种間相互关系。稠密的整片的禾谷类作物和很多其他植物的优越性, 以及相反地, 較稀疏的作物受到掺杂的杂草的抑制, 首先就証明上述一点。一个种的各个体形成較頑强的总体, 这个总体能够更好地抵抗不良的气候(例如干风)和其他种(例如杂草植物)的攻击。

早在十九世紀末期, B. Д. 奥吉耶夫斯基 (Огневский) 就在都拉禁伐林中进行了櫟树和松树的單純稠密栽培的試驗。奥吉耶夫斯基的試驗虽然提供了良好的結果, 但后来却为人們所遺忘。在契尔尼戈夫省的索比切夫斯克松林中, 奥吉耶夫斯基又

建立了松树稠密栽培的試驗：在一些  $1.5 \times 1.5$  米的小样地上分別种植 25 株苗木。B. Ә. 施米特(Шмидт, 1948)在这些样地上观察 15—20 年之后指出，样地上的松树生长得极其匀称，沒有节疤，具有良好的生长量。在这些样地上生长的各个松树群彼此区分得很清楚，各个样地之間的空間覆盖着由許多松林禾本科植物构成的不大发育的草本植被。可是，毫无疑问，再过 10—15 年后，在这些样地上生长的松树将非常茂盛，以致各个相邻样地上生长的乔木的树冠将郁闭起来，形成单一的林冠。这个科学家对松林中的松树和拂子茅的相互关系作了值得注意的观察；这个种間斗争的結局是对松树有利的，因为松树成密群地生长：“在拂子茅植丛中，不但松树的自然更新是不可能的，而且栽培也非常困难；但在这里，我們看到松树仍然如何地排挤了非法占据松树样地的拂子茅。这种排挤是以下列的方式发生的。在一些不大的地段上，在树桩的阴影处，在偶然裸露的不毛之地上，在小地形的北坡上，分布着一些不大的松树群。仅仅由 5—10 株小松树构成的小树群，就足以郁闭起来，以致这些小松树成为完全不容易受到从侧面攻击的拂子茅根状茎的伤害。甚至必然观察到，与这样的小松树群相邻生长的拂子茅，开始具有受抑制的外貌，并在茂盛的松树群面前退却。将来，位于不远的各个松树群，将逐渐茂盛，并彼此衔接，形成密集和郁闭的树群”(第 120—121 页)。

郁闭树群中同一个种的不同树木的根的連生情况，也非常值得注意。在专门討論这种现象的一篇值得注意的論文中，Н. И. 魯布錯夫(Рубцов, 1950)指出，連生现象从前就有許多其他科学家描述过，它在自然界中比通常想象的更加普遍得多。魯布錯夫认为，根的連生提高了树木的抗风性，而当連生树木中的一株受到砍伐时，留下的其余各株树木能够利用它的根系。根的連生可能包括大量的树木：例如，根据 И. И. 施什科夫(Шишков)的报导，在欧洲云杉的稠密树群中，至少有 30% 的树木的根連生起来。С. В. 舍甫琴科(Шевченко, 1952) 描述过喀尔巴阡山区森林中的欧洲冷杉的根系的連生。

在这些例子中，我們看到植物的种內关系和种間关系的显著差异。各个不同种的树木的根或树干的連生，就是說，所謂自然嫁接，是极其罕见的现象，它仅仅在各种情况的特別有利湊合下才被观察到；而一个种的树木的根的連生則在稠密树群中是相当普遍的。A. П. 尤諾維多夫(Юновидов, 1952) 和 A. 马乌林(Мауринъ, 1953)对这类现象作了值得注意的簡要介紹。尤諾維多夫指出了欧洲云杉、欧洲松、西伯利亚落叶松、香杨、疣樺、尖叶槭、桦叶槭、麻櫟、榆树、西伯利亚山丁子、山杨、铁树(*Parrotia* sp.)、常春藤等等的根的連生现象。

根据这位科学家的資料，在博罗沃耶中等农业学校的树木园中，观察到西伯利亚松、西伯利亚落叶松、欧洲云杉、西伯利亚云杉、西伯利亚冷杉的根的連生。上述各个种的树木年龄是 25—30 年。一个种的各个体的根的連生，主要是他在观察到“活”树桩的时候发现的；所謂活树桩，是指本身沒有任何帶着針叶的枝、但能繼續生活和增粗的树桩。显然，这些树桩是通过連生的根从相邻的树木取得有机物质的。根据活树桩的数量，他計算出：在栽培的西伯利亚松中，树木有 26% 是根連生的，西伯利亚

落叶松有 30%，西伯利亚云杉有 34%，西伯利亚冷杉有 45%。此外，还发现，随着树群密度的增加，根连生的树木的百分率也增加。

在不久以前，T. Д. 李森科(1952)指出了櫟树在成丛播种时的根系的连生。E. Г. 奥尔连科(Орленко, 1955)详细研究了这种现象，他观察了在白俄罗斯的三岁龄小櫟树的树丛中的连生的根系。可是，在这样的年龄下，根的连生仍然是不完全的，因为在连生的部位，不同的根的皮层细胞有时仍然保存下来。但在 20 岁龄小櫟树的连生根的横切面上，已经几乎看不到连生的界线；当有色的溶液通过一条根的导管被吸取时，另一条根的导管内也着了色。

B. B. 奥吉耶夫斯基 (Огиевский, 1954) 报导了松树栽培中的根系连生的值得注意的资料。他是根据 1951—1952 年在列宁格勒州几个林场的松树栽培中进行的一百多次挖掘而获得这些材料的。当时发现，在一些耕耘过的样地上用种子零乱播种而长成的松树栽培中，株距为 1—15 厘米的情形下，在 6—7 岁龄时有 1—3% 的样地出现了连生的初步特征(机械接合)。到 17—20 岁龄时，如果不进行疏伐，那末，已经在一切的样地上观察到根系的机械接合的特征，而在大约 30% 的样地上发生了根系或根颈的连生。如果小树的株距增大，则根的连生发生得迟些。为了加速连生，B. B. 奥吉耶夫斯基建议用柯列索夫穿孔器或罗札諾夫钻孔器进行实生苗的成束栽种，每一孔中填塞 2—5 株二岁龄实生苗。这样的方法在全伏尔加河林场中受到运用，并提供良好的结果；而且，在栽种后的第三年，就已经在 20% 的样地上观察到连生的初步特征，就是说，观察到根系的机械接合。不是零乱播种种子，而是进行穴播，也能够加速连生。B. B. 奥吉耶夫斯基强调指出，根系的连生是有利的现象，它增加树林的生产率；而且这种现象不是偶然的，而是完全合乎规律的。

还有一些资料，表明某些乔木树种的树干连生的倾向性。例如，铁树 (*Parrotia persica*)、西伯利亚松和其他一些树种在这一方面是大家知道的。正象 II. B. 魏彼尔和 C. A. 杜马良(Вишнер и Туманян, 1952)所报导的，“一个掉落的西伯利亚松球果的种子，通常长出大量(达 25 株)的彼此分布很近的西伯利亚松幼苗；随着生长的程度，这些幼苗越来越紧密，它们的皮层的完整性由于摩擦而受到破坏，到 10—15 岁龄时，它们就彼此连生，开始形成共同的年轮。后来，西伯利亚松的若干树干保存下来，这些树干从根部到 1.5—2 米高处形成共同的树干，在更高处，它们又分生成从树干中央稍微向外倾斜的一些单独树干”(第 125 页)。

一个乔木树种的根连生现象，值得认真进一步研究。必须记住，除了观察到连生的很多例子以外，还有一些观察，说明连生现象是颇为罕见的。不久以前，B. Я. 柯尔丹諾夫(Колданов, 1958)发表了这些资料的简单综合报导。他特别引证了 A. Φ. 李先科夫 (Лисенков, 1957) 的研究；在丛播和成行穴播中的 328 株一岁龄櫟树中，李先科夫没有发现根连生的任何例子，虽然在每一穴播种 10—11 颗或甚至 20—25 颗的情况下，小櫟树的根常常彼此交織。A. Φ. 李先科夫也考察二岁龄、三岁龄和四岁龄小櫟树的栽培，而且在观察 243 株小櫟树后，他仅仅发现根连生的三个例子。B. Я. 柯尔丹諾夫指出，现在还不能确定什么乔木树种最容易发生根连生以及在它的

哪一生活阶段中表现这种特性。他推测，云杉的这种特性比其他树种较为发达。B. H. 苏卡乔夫(1958)在評論 I. H. 尼基津的論文时，警告人們不要仅仅根据外部观察来断定根或地上部分的連生。要証明連生，必須进行形态学、解剖学和生理学的研究。

II. C. 波格列布尼亞克(Погребняк, 1955)在《林型学基础》的第二版中，对乔木树种种內相互关系的某些方面，作了我們看来是正确的解释。他写道：“母树林遮阴土壤，并从土壤中取走水分和营养物质；毫无疑问，母树林的存在是幼树受抑制的原因。大家也知道，在母树林(至少部分地)稀疏之后，幼树发动生长(‘兴旺起来’)。可是，引用这个简单的生态学事实来作为‘种內斗争理論’的例証的尝试，只能証明这种‘理論’的軟弱”(第 97 页)。按照波格列布尼亞克的意见，“这种现象的基本规律，并不在于人們通常所說的种內竞争现象，而在于世代更替。幼树在林冠下的受抑制，不过是世代更替过程中的一个偶然事件。除了幼树受抑制以外，还观察到林冠对幼树的保护影响的同样多的事实，而这一点则是与种內生存斗争‘理論’相矛盾的”(同上)。

在研究分化和稀疏的现象以及引起这些现象的原因的时候，不能不提到德国森林学家克拉弗特(Krafft)的分类法；这个分类法当时在一切的森林学教科书中都被引用。克拉弗特按照“优势和抑制的程度”，就是說，按照树干高度和树冠发育程度，把由一个乔木树种构成的同齡树林的一切乔木，分为五級。很多人引用了这个在森林学家間非常熟悉的分类，来作为种內有斗争的証据之一。可是，虽然个体分化的原因之一是个体之間的矛盾，但基本的原因(正象我們下面将看到的)是个体本身的异质性，以及每一个体对土壤气候条件不利影响的不同抵抗力。因此，“优势度等級”(dominance classes)这一术语现在常常被其他术语所代替，例如“相对发育度”(степень относительного развития) (Ткаченко, 1939) 或“存活度”(степень выживаемости) (Пряхин, 1947)。

在《森林带丛播法的試驗播种》(Лысенко, 1949б)这一論文中，T. D. 李森科指出，与野生植物相反，栽培植物方面并沒有观察到个体分化，甚至在一个种的极其稠密的播种中也是如此。在这些情形下，一切个体都受抑制，“这么多的植株中，沒有一株能够正常地发育起来和正常地結实。太稠密的播种(例如谷类作物)，特别是在干燥的地区内，将不会結实而完全死亡”\*。至于在野生自然界中，则在一个种的稠密野生苗中，观察到个体分化过程以及这个过程的后果——一部分个体死亡，就是說，观察到自然稀疏。应当附带提一下，在种植不是自古以来就純粹成为栽培种的那些植物(例如森林乔木)的时候，在很多情形下，也观察到分化和稀疏。因此，在櫟树的稠密丛播下，不但观察到个体的分化，而且观察到一部分个体的死亡；这是对櫟树有利的适应，它特別保証櫟树在草原条件下的順利生长。一部分小櫟树的死亡是随着幼树的生长而逐渐发生的，这样就不会导致树群的强烈稀疏和杂草侵入。較显著的稀疏发生于較晚的时候，这时，小櫟树已經发育了树冠，遮阴了土壤，因而妨碍杂草侵入树群中。

B. H. 苏卡乔夫(1952a, 1952б)对分化和稀疏的现象作了解释。他指出，甚至在木

\* T. D. 李森科著(傅子祺譯)：《农业生物学》，科学出版社，1956 年，第 663 页。——譯者注

本植物或草本植物的最均匀的播种或栽种下，也不是一切个体都能处于絕對相同的环境条件下(就是說，营养条件下)，因为植株之間的距离不是絕對相等，而种子在土壤中也不是处于同一的深度。此外，土壤条件以及植物生活强度的遗传差异，也永远是稍微不同的。

苏卡乔夫也举出一些例子，說明甚至森林乔木在栽培条件下也沒有发生分化和稀疏。他指出：当乔木树种的稠密播种和栽种进行得特別仔細，使得它們在地面上的分布尽可能均匀，而且土壤沒有斑点性的时候，一切的个体都受到强烈抑制，而它們那种常见的剧烈分化也沒有被观察到。例如，在列宁格勒大学的庫尔斯克州“沃尔斯克拉河上森林”科学教育站的苗圃中进行的榆树、櫟树和其他乔木树种的試驗中，就出现了上述的情况；这种情況在布祖卢克松林中松树栽种得过于稠密时也出现过。

群落內各植物間相互关系的問題，是一个复杂而多方面的問題；它的进一步研究将在科学家面前开辟很多的可能性。特別是高等植物之間的相互关系中，微生物也起着作用；这样就使这个問題更加复杂。

## 第三章 植物群落的特征

B. H. 苏卡乔夫(1957)为植物群落作了定义,认为植物群落是“一定地段上的某一植物群聚,它具有均匀的种类組成和壘結,并在植物之間以及植物和环境之間都具有均匀的相互关系特点”(第13页)。正象我們下面将看到的, B. H. 苏卡乔夫在植物群落定义中提到的它的各个結構部分的壘結和相互关系的均匀性特征,并不是那么容易識别的,不是乍看起来就能观察到的。

問題在于在自然界中,非常普遍地存在着所謂鑲嵌植物群落,这样的群落中鑲嵌着一些在种类組成和結構方面彼此不同的小斑点。在这样的情形下,应当把整个群落的均匀性理解为均匀鑲嵌性。

一个植物群落区别于另一个植物群落的最重要特征,分为下列几类:

- (1) 种类組成,
- (2) 植物之間的数量相互关系和质量相互关系,
- (3) 成层现象,
- (4) 鑲嵌性,
- (5) 外貌,
- (6) 周期性,
- (7) 层片性,
- (8) 生境特征。

我們將討論其中的每一类特征。

### 第一节 种类組成

在調查群落的种类組成时,可以不考慮到某一个种的多度或每一个种所占据的面积。这一点是同該群落型的某些种的确限度(fidelity)的概念有关的。根据这个特征,布瑙一布朗喀(Braun-Blanquet)把植物种分为下列几类。

#### 特征种 (character species)

专有种(exclusive species)(Treu; 确限度5)。仅见或几乎仅见于某一个群落型的种。

偏宜种(selective species)(Fest; 确限度4)。非常适宜于某一个群落型,也或多或少散见但較罕见于其他群落型的种。

适宜种(preferential species)(Hold; 确限度3)。或多或少见于很多群落型、但較适宜于某一个群落型(在这里找到最适的条件)的种。

#### 伴生种(companion species)

随遇种(indifferent species)(Vag; 确限度2)。并不特別适宜于任何一个群落型的种。

### 偶见种(accidental species)

稀见种(stranger species) (Fremd; 确限度 1)。稀见的或偶然从其他群落中侵入的种, 或从前存在过的植被的残遗种。

这个分类法的缺点之一, 在于它在本质上仅仅是以植物种在某一群落中存在与否为根据的; 这个分类法没有充分考虑到植物种在群落中的多度, 没有考虑到每一植物种在某一群落中的生活情况怎样: 每一个种是否正常发育, 或者受到抑制, 是否通过自己的发育循环, 等等。

除了按照确限于某一群落的程度来说明该群落特征的特征种(就这一语的广义而言)以外, 布瑙-布朗喀还采用区别种(differential species)的概念。这些种使我们能够确定各个群落的差异, 使我们能够在任何一个群落型内部, 例如在一个群丛(参阅下面)或群丛组内部, 划分更小的单位或亚型(подтип)。例如, 布瑙-布朗喀(Braun-Blanquet, 1925)描述了法国南部红色土的一个群丛(群落型), 把它叫做Ass. *Brachypodium ramosum*—*Phlomis lychnitis*。虽然在这个群丛中, *Brachypodium ramosum* 占优势, 但它在该群丛中不是特征种, 而是区别种, 因而也出现于某些其他群丛中。可是, 正是在该群丛中, 它占优势, 能把该群丛同其他群丛清楚地区别开来。其次, 在该群丛的范围内, 布瑙-布朗喀还划分出两个群相(facies): *Asphodelus cerasifer* 群相, *Thymus serpyllum* 群相。这些种与 *Brachypodium ramosum* 混生, 是群相的区别种。至于 *Phlomis lychnitis*, 则布瑙-布朗喀把它列为整个群丛的特征种, 因为第一, 这个种经常出现于该群丛的一切地段上, 第二, 它在其他群丛中稀见或不存在。

根据植物种对某一群落型的不同确限度而对它们进行分类, 虽然在西欧地植物学家中间非常普遍, 但这种分类在划分自然界中的群落时的实际利用, 在本质上是一件不容易的事。许多科学家(裘-利耶、加姆斯、留贝尔等人以及苏联地植物学家H. Я. 卡茨和 A. II. 谢尼阁夫)都对这个原则进行了批判。这种分类的最大弱点之一如下: 虽然某一个群落型(群丛、群系等等)应当根据特征种来确定, 但是为了查明某一个种的特征性程度, 必须先根据其他特征来区分该群落型; 正象留贝尔(Rübel, 1925)和 H. Я. 卡茨(Ean, 1934)指出的, 结果出现了恶性循环。因此, 虽然我们并不否认某一个种的确限度是说明群落型特征的重要特征, 但在实际上区分这些群落型时, 必须从其他特征开始。布瑙-布朗喀本人在本质上也是这样做的。关于这一点, A. II. 谢尼阁夫(1956)写道: “布瑙-布朗喀没有提及、但实际上被他运用的确定典型特征的方法, 是有用的; 这种方法如下: 首先尽可能查明各个被比较的植物群落的生境中的生态差异, 然后确定占据这些生境的各个植物群落的最典型的差异”(第 589 页)。A. II. 谢尼阁夫正确地指出: 这样的典型特点应当包括“能反映植物群落一切成员和环境的相互联系的一切植物区系组成特点和结构特点”(同上)。我们将转而讨论这些特点。

## 第二节 植物之間的数量相互关系和质量相互关系

各个种之間的数量关系,可以最简单地用数字等級或文字等級来表示;我們用这些等級来評定每一个种在群落中的多度 (обилье, abundance) (个体数目)或优势度 (преобладание, dominance) (面积或体积)。测定多度和优势度还有其他較准确的方法;我們將在下面专门討論地植物学研究方法的一章中討論这些方法。

各个不同科学家使用不同的概念和术语来表示各个不同种在植物群落中的作用。例如, И. К. 帕却斯基(Пачоский)区分出主要种 (компонент) 和混杂种 (ингредиент); 前者构成群落基础, 后者起着混杂物的作用, 甚至在群落中不一定出现。这样看来, 在主要种和混杂种的划分中, 帕却斯基不但采納了某一个种的优势度, 而且采納了該种对于該群落型的确限度。

瑞典地植物学家 (Du-Rietz 等人) 拟定了优势种 (dominant, 語源为 domine, 意指“占优势”), 就是說, 在群落的每一层中(关于成层现象, 参閱下面一节)占优势的种。群落有多少层, 就有多少优势种。例如, 在第一层以松树占优势、第二层以黑果乌饭树占优势、第三层以真蘚的一个种占优势的三层森林群落中, 有三个优势种: 松树, 黑果乌饭树, 真蘚。

优势种的优势程度, 通常根据它們在群落中所占的土地面积, 即通常所說的盖度 (покрытие, coverage), 来判断。在苏联地植物学家中, B. B. 阿略兴(1936)第一次运用裘-利耶的方法来查明每一层的优势种; 可是, 在更早以前, A. Я. 戈尔佳根(1922)就采用了“群丛优势种”的概念, 而同裘-利耶毫无关系; 戈尔佳根完全沒有指出在每一层中分別区分出优势种的必要性。按照 A. Я. 戈尔佳根的意见, 优势种是在群落中占优势的种, 而在群落中可能有一个或几个优势种。

美国地植物学家通常认为优势种不是在群落的一切层中占优势的种, 而是在群落的主要层中占优势的种。在这种情形下, 在上述含有黑果乌饭树和真蘚的松林的例子中, 应当认为仅仅松树是优势种。至于在群落的其他(非主要)层中、或者在群落内部的个别小植丛或較大植物群(組合和演替系列組合) (society 和 socies) 中占优势的植物种, 或者具有季节性优势的植物种, 則美国地植物学把它們叫作亚优势种 (subdominant) (Clements a. Shelford, 1946)。

在苏联地植物学中, 现在較常把在群落中占优势的种叫做优势种, 而不管該群落是否分化成层。例如, 如果在群落中有两层, 但第一层非常稀疏(在疏林中), 那末, 仅仅在第二层中占优势的种是优势种。如果群落的第一层是稠密的, 而第二层或者非常稀疏, 或者在組成上非常复杂, 以致很难区别在該层中占优势的种, 那末, 就仅仅在第一层中区分出一个或几个优势种。基本上能决定整个群落的特殊环境的那些优势种, 按照 Г. И. 波普拉夫斯卡亚(1924)和 B. H. 苏卡乔夫(1928), 通常叫作建群种 (эдификатор)。建群种, 例如森林中的乔木, 在个体数量上不一定很多, 但它们决定群落内部的結構和特殊环境条件。开闊地点上独株生长的乔木, 对于在其阴影下生活的草本植物來說, 也是建群种。在由两个或几个主要乔木树种构成的森林中, 例如, 在

苏联远东区南部的复杂的多树种森林中,或者在潮湿热带地区的更复杂的森林中,有几个或甚至很多建群种。无论在群落的主要层和任何其他层中都不是优势种的那些种,可以按照 Г. И. 波普拉夫斯卡亚和 B. H. 苏卡乔夫的建议,叫作附属种(ассекатор)(共同参加者)。

B. H. 苏卡乔夫在其著作《植物群落》(1928)中以最详细拟定的形式提出了上述的植物群落成员型(фитоценотический тип)分类。我们将从 M. B. 马尔科夫(Марков, 1958)的论文中引用这个分类,以及他所作的注解。

**I. 建群种(эдификатор)** 这些植物是群落的建造者,在某种程度上相当于戈尔佳根的优势种。

甲. 固有建群种(автохтонный эдификатор)[按照波普拉夫斯卡亚的叫法是独立建群种(индивидуальный эдификатор)],就是说,在某一生境内没有受到人类或动物影响的独立条件下成为群落建造者的那些植物。在其他的生境内,这些植物中的某些植物有时可以列入下面一类。

乙. 消退建群种(дегрессивный эдификатор),就是说,在某一生境内植被由于人类和动物的影响而发生变化时成为群落建造者的那些植物。如果没有这种影响,则这些植物在群落的组成中仅仅是附属种。它们成为建群种仅仅是暂时的,而在这种影响消除时让位于固有建群种。在其他的生境内或其他气候的条件下,这些植物也可能是固有建群种。

**II. 附属种(ассекатор)** 这些植物虽然在该群丛中出现、并在群落建成时成为共同参加者,但本身对群落内部的植物群落环境的造成很少发生影响。

甲. 固有附属种(автохтонный ассекатор) (按照波普拉夫斯卡亚的叫法是独立附属种),就是说,进入独立植被的组成中的那些植物;它们是在自然状态下合乎规律地进入该植被组成中的。

1. 喜建群附属种(эдификаторофилы)——这些植物喜欢在建群种的稠密植丛中定居,并不因建群种的影响而受到损害,有时甚至需要建群种的影响,但没有这种影响也常常能够生存。

- (1) 早春喜建群附属种。
- (2) 晚春喜建群附属种。
- (3) 夏季喜建群附属种。

2. 嫌建群附属种(эдификаторофобы)——这些植物逃避建群种的稠密植丛,并占据这些植丛之间的空隙。

- (1) 早春嫌建群附属种。
- (2) 晚春嫌建群附属种。
- (3) 夏季嫌建群附属种。

乙. 偶然进入群落中的植物,在正常情形下不是该群落所固有的。这可能是动物或人类搬运的结果(“杂草”植物,就这一语的狭义而言),或者是各种不同因素从其他群丛中搬运来的结果。

M. B. 马尔科夫指出，波普拉夫斯卡亚和苏卡乔夫的建群种完全等同于戈尔佳根的优势种。可是，我們附带提一下，如果在成层现象非常明显的群落中区分每一层中的优势种，那末，建群种和优势种的概念仅仅部分吻合。在这种情形下，建群种仅仅是指群落中占优势(决定群落特殊环境)那一层(通常是上层，但也不一定，正象在疏林的例子中表明的那样)中占优势的那个种(或几个种)(Лавренко, 1947)。

根据生活状态和在群落中的作用，不但可以区分出不同的种，而且可以区分出每一个种在年龄上不同的个体。

在这一方面，T. A. 拉波特諾夫(Работнов, 1945)建議的分类是值得注意的。这位科学家在研究北高加索的亚高山草甸时，作出了結論：构成草甸群落的那些种中的每一个种，都由一个种群来代表，这个种群是一些在年龄上(从幼苗到老株)和在生活状态上(从正常发育到受到不同程度的抑制)不同的个体。同一个种的各个体，在同其他种竞争的能力方面以及在对外界条件、特别是对人类活动的反应方面，彼此都大大不同。例如，亚高山銀蓮花(*Anemone fasciculata*)的各个体的叶数是1—11片，而地上部分的干重是20—5,130毫克。在136个体中，只有77个体在剪掉后继续生长，等等。拉波特諾夫用同样的方法研究了亚高山草甸的很多其他植物种，并作出結論：同一个种的各个体在群落生活中的作用以及它們的經濟意义是不同的，因此，草甸植物的种群組成的研究具有巨大的理論意义和实际意义。这位科学家区分出下列几类的种群。

I. 侵入型种群(популяция инвазионного или вледряющеся типа)。植株处于定居(驯化)过程中，在群落中未能完成自己的整个发育循环。

1. 植株仅仅以从外部运入的种子长成的幼苗的形式出现(幼苗由于对该种的发育不利的条件而死亡)。

2. 植株以幼苗和处于营养状态的成年个体的形式出现(借助于运入的种子而更新)：

(甲) 由于条件不利而不能进入有性繁殖期；

(乙) 由于侵入时间短暂而不能进入有性繁殖期。

II. 正常型种群(популяция нормального типа)。植株在群落中全部完成从发芽到结籽的生活循环。

1. 植株处于对有性繁殖最适合的生长条件下。种群的組成以含有大量能进行有性繁殖的个体为特征。

2. 植株处于中等的生长条件下。种群的組成以含有中等数量能进行有性繁殖的个体为特征。

3. 植株处于不利的生长条件下，只有少量能进行有性繁殖的个体。

III. 消退型种群(популяция регрессивного типа)。植株的有性繁殖更新停止。

1. 植株开花并结籽，但出现的实生苗死亡，因而群落中沒有幼株<sup>1)</sup>。

2. 植株丧失开花的能力，仅仅处于营养期(还可以根据营养繁殖的表现程度进一步划分)。

3. 植株仅仅以地下休眠器官的形式或以有生活能力的种子的形式出现。

拉波特諾夫的分类是一个非常值得注意的尝试，其目的在于认识一个种的各个不同个体在植物群落的结构和生活活动中的作用；这样的处理方法比他的一切前辈

1) 可能有另一种情况：植株开花，但不结籽。

都更加詳細。

### 第三节 成层现象

群落的垂直分化(成层现象),是群落的各个种之間的质量相互关系的特殊形式。成层现象在森林群落中表现得最清楚;在这里,有一个或几个乔木层,常常有一个灌木层(下木),有一个或几个草本层,有时候还有苔藓地衣构成的地被层(напочвенный ярус)。附生植物,就是說,在树干上生长的非寄生的真菌、地衣、苔藓、某些蕨类、而有时还有有花植物,应当象藤本植物那样属于无层植物。

在草本群落中,各个层通常表现得較不显著;在这里,在判断每一个种的各个个体属于哪一层时,常常遇到困难。

B. H. 苏卡乔夫在其很多著作中建議把层(ярус)和冠(полог)区别开来。他举出这样的例子: 乔木树种在其最幼齡的时期內,在森林中并沒有高出草本植物。应当认为这些乔木树种属于草本层或属于乔木层呢? 这个問題必須在下面的意义中来解决: 幼齡乔木,无论它多高,都必須认为属于乔木层,但在这种情形下属于植物群落的下冠。这样看来,按照 B. H. 苏卡乔夫的意见,必须把群落由于某些种的生活地位不同而表现的垂直分化的各个要素,叫做层,而把群落在每一特定时期仅仅由于植株相对高度不同而表现的垂直分化的各个要素,叫做冠。

經常观察到层的某种独立性。B. A. 凯勒尔(Келлер, 1914)在其著作《在阿尔泰的地和山区》中指出: 例如,在泰加針叶林中,一定特征的苔藓层可能处于各个不同的針叶树种下面,而保存着自己的重要特点: 处于松树下面,或者处于云杉下面,或者落叶松下面。此外,苔藓层还进入多灌木的山地冻原,在这里,它已經处于灌木状圓叶樺的层下面。

在这个例子中,我們仍然沒有看到苔藓层的完全独立的存在,就是說,沒有看到它不与上面的乔木层或灌木层結合而独立存在。可是,人們也曾經描述过这样的情形: 某一植物群落的下层能够在沒有上层的情形下存在着。这些现象对于疏林(无论是在南方的旱生疏林,或者是极地和高山的干冷生疏林)來說是典型的;在这里,上层由于稀疏而不能对下层发生显著的影响。这些现象对于荒漠植被的很多群聚來說,例如对于蒿类荒漠來說,也是典型的,在这里,无论是否蒿类在一起或者沒有蒿类,同一个短生植物层都能存在。

除了地上成层现象以外,还存在着地下成层现象,但是后一种现象的研究需要更多的劳动和时间,因此,地下成层现象絕不是永远能够作为把一个群落同另一个群落迅速区别开来的准绳。

然而, B. A. 贝科夫(Быков, 1957)建議在群落中不但划分出一些层,而且划分出一些阶(ступень),后者是同时反映地上成层现象和地下成层现象的结构单位。阶可能部分地或完全地符合于层,也可能不符合于层。例如,在由松和云杉构成的森林中,这两个树种可能处于一个地上层中,但处于不同的阶中,因为云杉的根系比松的根系分布于較上面的土层中。相反地,在由西伯利亚落叶松和灌木构成的群落中,地

下层吻合,而地上层則不吻合。这样看来,成阶现象(ступенчатость)和成层现象(ярусность)仅仅是部分吻合。

#### 第四节 鑲 嵌 性

讓我們想象一个草原地段。如果在这个地段的范围内,观察到同样的种类組成、同样的种間数量相互关系和质量相互关系、同样的成层现象、同样的外貌,那末,我們将认为这个地段属于一个植物群落。可是,如果我們以稍微不同的尺度来观察这个地段,那末,很快地,我們就不能不怀疑在我們面前的是否真正仅仅是一个群落。例如,我們看到,草原上有无数的針茅(*Stipa*)密草丛。这些草丛并不形成郁閉的植被,而是零乱分布着,彼此相隔一定的距离,虽然距离不大:平均大約相距30—40厘米。各个針茅草丛之間的空間,則由各种不同的較小的禾本科植物和双子叶杂类草占据着,并混有鱗茎植物。其中的某些植物也出现于針茅草丛的内部。每一个針茅草丛連同与它伴生的少数其他植物,是不是一个单独的群落,而与各个針茅草丛之間的空隙的其他植物密丛有所区别呢?如果我們从形式上来解决这个問題,遵照群落的上述那些基本特征,那末,我們将立刻作出結論,认为每一个針茅草丛連同在其内部定居的其他植物可以說是单独的群落。在这里,群落的基本特征組合,与各个草丛之間的空隙中的特征組合完全不同:种間的数量相互关系和质量相互关系不同,外貌不同,等等。由此可见,針茅草丛一方和各个草丛之間的空隙的植被另一方,都似乎是整个草原地段的一个較大的群落内部的一些群落。

可是,显然的,这样小的植物組合(сочетание),与它們作为組成部分而参加的那个植物群落,不但具有数量上的差异,而且具有质量上的差异。甚至如果这些組合中的每一个組合在形式上具有群落的特征,那末,质量差异仍然以下面的方式表现出来:这样的小組合中的这一切特征表现得不是那么显著,而且大大不稳定。群落内部的这样的小組合可以叫作小群聚(микроргрупировка)或小群落(микрофитоценоз)。它們在各个极其不同的群落中經常在某种程度上表现出来。例如,在森林中,較阴暗的地点有一些小群聚,而在較明亮的地点有另一些小群聚,等等。当然,森林群落的各个不同小群聚不但含有草本、苔蘚和地衣,而且除此以外还含有乔木幼苗、幼树、灌木以及乔木。

这样看来,每一个小群聚虽然只是整个群落的一小部分,但它在該地点含有群落的一切的层;小群聚或小群落不同于层片(синузия)(人們最普遍地把层片理解为层的一部分,參閱下面)就在这里。小群聚的概念也不同于群落片段(фрагмент сообщества)的概念,因为片段可能是由几个小群聚构成的,而不仅仅是由某一个小群聚构成的。

群落的水平分化成各个小群落,決定了所謂鑲嵌性(мозаичность)。植物群落的鑲嵌性仍然沒有受到应有的注意。在苏联科学家中,仅仅 М. И. 薩哈罗夫(Сахаров, 1950)、Е. М. 拉甫連科(1951, 1952)、П. Д. 雅罗申科(1931, 1942 в, 1958等等)、Ф. Я. 列文娜(Левина, 1958)的著作专门討論鑲嵌性。在外国,主要是在英國和美國,人們研究鑲嵌性的方法与我們稍微不同;他們的重点与其說是小群聚,不如說是植物群落

的所謂图案(pattern)。同时,很多科学家把图案理解为构成群落的各个植物种中每一个种的各个体的配置特点,他們測定各个体之間的距离,嘗試總結出个体均匀分布和不均匀分布的数学规律。只有不多的科学家,主要是英国科学家(Watt, 1947; Hopkins, 1957 b),还較为注意由各个不同种的个体群构成的,并决定群落水平分化的小斑点(patches)或“基本单位”(basal units)。

然而,正是小群聚的研究大大帮助认识植被中的各种不同规律,其中包括帮助查明某一群落的过去历史和它的可能的将来。正因为这样,所以镶嵌性的研究具有不小的实际意义,特别是在森林学和草甸經營学中更是如此。

我們將举出植物群落镶嵌性的几个例子。M. И. 薩哈罗夫(Сахаров, 1950)描述了明斯克州涅戈列洛耶林场的一个真藓云杉林中的小群聚,他把这些小群聚叫做群落要素(ценозлемент)。可是,我认为,“小群聚”这一术语没有必要用任何其他术语来代替,何况新的术语未必受到广泛采用,特别是未必受到林学家和农学家这样的經濟部门工作人員的广泛采用。

正象薩哈罗夫的論文中指出的,某些森林小群聚的存在,常常在頗大程度上决定于以枯枝落叶等等为基础的森林残落物的积累条件。这一切枯枝落叶,不但可能属于連同在其覆盖下定居的植物一起构成該小群聚的那些乔木,也可能属于其他小群聚的乔木,因为森林残落物的个别成分可能为融解的水、溪流以及在某种程度上为风和动物从一个地点搬运到另一个地点。这是一个群落的各个不同小群聚(而在很多情形下是各个不同的相邻群落)的相互联系的一个方面的明显例証。M. И. 薩哈罗夫在他研究的真藓云杉林中区分出这样的小群聚(群落要素):

1. 非常稠密的云杉林冠(郁闭度为最高級,即1.0)。沒有下木、草本层和苔藓层,在树干和树枝上有少量的地衣。

2. 云杉林冠郁闭度沒有达到最高級,但仍然很高(0.6—0.7)。出现单株生长的花楸和鼠李,高度为0.5—1.0米,草本层盖度10%,苔藓层盖度60%,云杉的树干和树枝上有大量地衣。

3. 林隙地面积8—12平方米。单株生长的花楸高度1.0—1.5米,草本层和苔藓层发育良好。

在真藓云杉林群落的整个面积上,这些小群聚以彼此交替的斑点的状态分布着。总计起来,第一小群聚的斑点占群落面积的80%,第二小群聚大約占17%,而第三小群聚大約占3%。

1956年,我在札林达近郊(黑龙江流域上游)描述了由兴安白樺(*Betula platyphylla*)和兴安落叶松(*Larix dahurica*)构成的森林中(图6)的小群聚。在这里,观察到下列的小群聚:

1. 在乔木层中,兴安落叶松混有兴安白樺。林冠郁闭度为0.6。沒有灌木。在草本层中,耐阴风毛菊(*Saussurea umbrosa*)混有林奈草(*Linnaea borealis*)。

2. 在乔木层中,有兴安落叶松,林冠郁闭度为0.4。在草本-小灌木层中,牙疮疽(*Vaccinium vitis idaea*)混有紅花鹿蹄草(*Pirola incarnata*)。

3. 在乔木层中,有兴安落叶松,林冠郁闭度为0.4。在草本-小灌木层中,牙疮疽混有矮生山黧

豆(*Lathyrus humilis*)。

4. 在上层中,有不高的东北赤杨(*Alnus manshurica*),林冠郁闭度为0.6。没有小灌木。在草本层中,有舞鹤草(*Majanthemum bifolium*)、兴安鹿药(*Smilacina duhurica*)、大叶章(*Calamagrostis langsdorffii*)。

5. 在上层中,有不高的东北赤杨,林冠郁闭度为0.4。在它下面有刺玫果(*Rosa acicularis*)和苔草(*Carex* sp.)。

6. 在上层中,有不高的毛赤杨(*Alnus hirsuta*)。在它下面有红花鹿蹄草。有兴安落叶松的粉瓣状倒木的堆积,这一点大概与红花鹿蹄草的存在有关。

7. 林隙地,有时有稀疏的兴安白桦。稠密的草本植被中,有大叶章、各种地榆(*Sanguisorba officinalis*, *S. parviflora*)和其他草甸草本植物。

上述各个小群聚,彼此间隔着,形成一些小斑点的镶嵌,每个小斑点的面积为4—10平方米( $2 \times 2$ ,  $2 \times 3$ ,  $2 \times 5$ 米等等)。整个这个镶嵌,是混有赤杨的落叶松林的一个群落。这个森林是从落叶松泰加群落中衍生出来的,在落叶松泰加群落火烧和采伐的地点产生的。到处都零乱散布着兴安落叶松的烧焦的大树桩。兴安落叶松出现于头三个小群聚的组成中,根据这些小群聚的下层,可以判断泰加群落的草本-小灌木层的从前的组成。含有赤杨的那些小群聚,仅仅与在一定局部条件下土壤较为潮湿有关。至于林隙地这一小群聚,则它的组成表明,在树群由于采伐和火烧而完全消灭的情形下可能产生什么类型的草甸。

我們看到,小群聚的研究提供了可能性,以判断整个群落的过去和可能的将来。此外,这项研究揭明某些非常值得注意的规律,例如,在上述森林的条件下,一些草本种和小灌木种是与兴安落叶松有联系的(林奈草、红花鹿蹄草、牙疮草),而另一些种则是与赤杨有联系的(舞鹤草、兴安鹿药)。

E. M. 拉甫连科(1951, 1952)发表了蒙古草原群落的镶嵌性的值得注意的研究。这些群落的镶嵌性,就是说,小群聚在其中的存在,按照拉甫连科的意见,在一些情形下可能是由于挖土动物的生活活动而引起的,而在另一些情形下可能是由于个别植物种的生活活动而引起的。例如,后一种情形对于含有某种锦鸡儿的蒙古灌木草原来说是典型的。在这些灌木草原上,锦鸡儿形成直径从几十厘米到几米的一些灌木群,这些灌木群零乱散布在草本草原植被的背景上。锦鸡儿灌木群通常分布在不高的小丘上,这些小丘是由从草原土壤表层吹来并为锦鸡儿枝条所阻挡而沉积下来的砂粒和粉粒所构成的。在锦鸡儿灌木群的外围和内部,很好地发育着一些草本植物——*Cleistogenes (Diplachne) sinensis*、*Eragrostis minor* 等等;这些草本植物在各个灌木群之间的空隙仅仅以受抑制的状态出现。受到锦鸡儿灌木群所阻挡的砂粒和粉粒,不但形成小丘,而且在小丘附近形成砂滩。此外,锦鸡儿灌木群还把为风运来的草原植物死残体覆盖物阻留下来。锦鸡儿借助于长的根状茎穿透逐渐积累的粉质砂质沉积物。在冬季,锦鸡儿灌木群把风吹来的雪阻留下来。这样看来,锦鸡儿灌木群不但在结构和种类组成方面,而且在土壤条件和其他环境条件方面,也与各个灌木群之间的草本草原空隙有十分显著的差别。

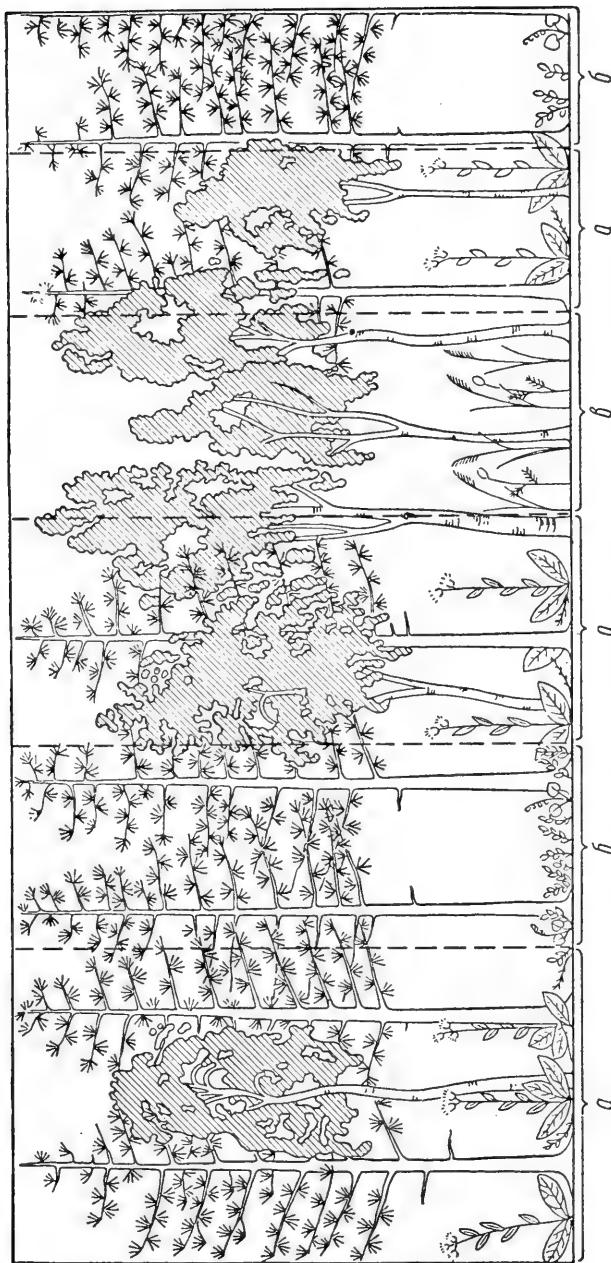


图 6 札林达近郊(黑龙江流域上游)的兴安白桦兴安落叶松林的一个片段,有三个小群聚型(小群丛)  
 a. 小群丛 *Larix dahurica* + *Betula platyphylla* (郁闭度 0.6) — *Saussurea umbrosa* + *Linnaea borealis*;  
 b. 小群丛 *Larix dahurica* + *Betula platyphylla* (郁闭度 0.4) — *Vaccinium vitis-idaea* + *Pirola incana*;  
 6. 小群丛 *Betula platyphylla* (郁闭度 0.3) — *Calamagrostis langsdorffii* + *Sanguisorba officinalis* + *S. parviflora*。

在这些著作中, E. M. 拉甫連科強調指出鑲嵌性 (мозаичность) 和复合性 (комплексность) 之間的區別。鑲嵌性是一個群落內部的水平分化, 而复合性則是不同群落的一些小地段或斑點相互間隔的現象。

這裡發生一個問題, 要怎樣識別鑲嵌性和复合性 (特別是如果在复合性的情形下, 构成該复合性的不同群落斑點不大)? 在上述著作中, E. M. 拉甫連科在區別鑲嵌性和复合性時, 采用兩個特徵作為基礎:

1. 在鑲嵌性的情形下, 群落內部的各個斑點的大小 (橫切直徑) 是幾十厘米或幾米; 而在复合性的情形下, 不同群落的斑點的大小是各為幾米到幾十米。

2. 在鑲嵌性的情形下, 觀察到相鄰斑點的植株的相互影響, 這一點可以說是在复合性的情形下所沒有或幾乎沒有的。E. M. 拉甫連科在其最新的著作中 (Лавренко, 1959) 也寫道: 鑲嵌性的特點在於各個不同, 但相鄰的小群落的各個成分之間的經常相互作用; 而在小复合體中, 不同群落的植物之間的接觸僅僅在接界的地點被觀察到, 至於“各個相鄰植物群落的大多數成分, 則沒有相互接觸, 而生存於不同的生境條件下” (第 31 頁)。

可是, 這兩個特徵肯定未必使人能夠區別鑲嵌性和复合性。特別是在山坡的條件下, 小地形在大小上的級別很多, 引起生境條件的極端複雜性; 這時很難利用上述兩個特徵。因此, 我 (Яроменко, 1958) 建議用另一個準繩來區別鑲嵌性和复合性。這個準繩的本質如下: 在鑲嵌性的情形下, 每一個斑點是一個單一的小群聚, 而在复合性的情形下, 每一個斑點是由各個不同小群聚的斑點構成的 (圖 7)。Ф. Я. 列文娜 (Левина, 1958) 正確地指出, 复合性是比鑲嵌性較為複雜的現象。

正象上面已經提到的, 在原始植物群落中, 例如在由一個種的各個體構成的植叢中, 鑲嵌性僅僅處於萌芽的狀態。至於由幾個種或很多種構成的植物群落, 則可以在這些植物群落中區分出有萌芽狀態的不明顯鑲嵌性的植物群落和有明顯鑲嵌性的植物群落。但是在後一種植物群落中, 也可以區分出小群聚邊界不明顯的平穩性鑲嵌性 (плавная мозаичность) 和小群聚邊界相對明顯的輪廓性鑲嵌性 (контуруная мозаичность)。Л. Г. 拉孟斯基 (Раменский, 1937) 把這一點叫做植物群落的平穩性和輪廓性 “斑駁性” (пестротность)。

在很多情形下, 在裸露地點為植被所定居時, 植被鑲嵌性的发展與整個群落的形成同時進行。在另一些情形下,

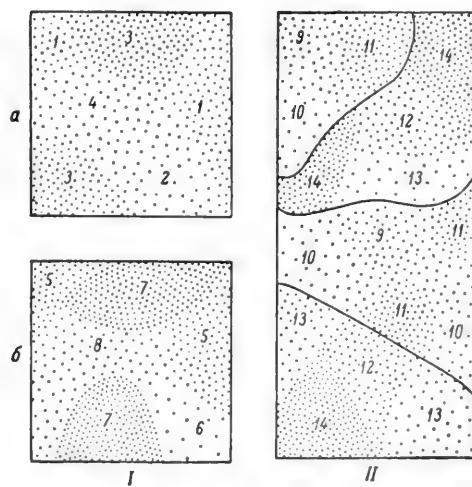


图 7 鑲嵌性和复合性的示意图

- I. 鑲嵌性: a. 平稳性鑲嵌性, 一個群落中有小群聚 1,2,3,4; b. 輪廓性鑲嵌性, 一個群落中有小群聚 5,6,7,8。
- II. 复合性: 鑲嵌着小群聚 9,10,11 的群落以及鑲嵌着小群聚 12,13,14 的群落, 构成的复合体。

小群聚的形成比整个群落的形成进行得稍微迟些。在第三种情形下，例如在山区内悬崖和缓坡石质麓积物的植物丛生时，首先产生一些个别的零乱散布的小群聚。后来，这些小群聚逐渐衔接，形成群落；在这个群落中，这些小群聚的进一步形成和整个群落的发育一起继续进行着。

镶嵌性产生的原因可能是不同的。应当区分出由于群落内部环境的不均匀性而引起的镶嵌性以及由于各个体和各密群的茂盛和相互作用而引起的镶嵌性。在森林群落中，正象我们看到的，镶嵌性是由于明亮和阴暗的斑点，由于草本-苔藓层和下木中存在着密群，由于草本层和苔藓层在不同种和不同年龄的乔木的树冠下的差异，由于小地形、腐朽树桩和堆积得不均匀的倒木的存在而引起的。在多草墩的沼泽化草甸上，镶嵌性在很大程度上决定于土墩的存在；在这些土墩的顶部，形成一些小群聚；在土墩的斜坡和外围，形成另一些小群聚；而在各个土墩之间的空隙，形成第三种小群聚。然而，也常常有这样的群落，其中的镶嵌性虽然表现得十分明显，但显然不是由于小地形而引起的（小地形可能根本不存在），也不是由于明亮和阴暗的斑点、不是由于环境的任何不均匀性而引起的。例如，在汉卡湖沿岸平原上（苏联远东区）具有砂壤土和粉质土的旧熟荒地上复原起来的某些草本群落，就具有这样的镶嵌性。在这里，在1平方米的小样地上，就可以看到许多的小群聚。其中一些小群聚以西伯利亚菊艾（*Tanacetum sibiricum*）占优势，并混有中国隐子草（*Cleistogenes sinensis*）；另一些小群聚以中国隐子草占优势，并混有雉子筵（*Potentilla fragarioides*）、秀落草（*Koeleria gracilis*）等等；第三种小群聚以野鴉葱叶柴胡（*Bupleurum scorzoniferifolium*）占优势，等等。还有一些单独的植物群，由秀落草、淡绿苔草（*Carex leucochloa*）、六瓣铁线莲（*Clematis hexapetala*）构成；这些植物群并不含于上述的任何一个群聚中，换句话说并不与其他伴生种一起生长。然而，尽管有这么复杂的镶嵌，但该地段的小地形完全不存在：这是一片极其平坦的砂壤土或粉质土的地面，在植物之间的空隙地上部分地为薄薄的一层干燥残体（腐败物质）覆盖着。显然，这种多植丛现象（зарослевость）仅仅决定于在熟荒地定居的各种植物的茂盛和相互作用。可是，出现的每一个小群聚逐渐造成自己的特殊环境。例如，在六瓣铁线莲密群的内部，光照、温度、湿度和死残体聚积的条件，都不同于以野鴉葱叶柴胡占优势而混有中国隐子草个别枝条的稀疏草群中的条件。这样看来，植被镶嵌性本身也造成小环境的镶嵌。

必须再一次强调指出，构成镶嵌的各个小群聚中的每一个小群聚，都含有群落的一切层；在这一点上它不同于所谓层片（слойки）（就人们对层片的最普遍理解而言，参阅第六节）。早在1934年，我就指出小群聚（小群落）和层片之间的这种基本差异，例如，当时提到：“有这样的情形，一些草本植物喜欢定居于一个乔木种的树冠下，而另一些草本植物喜欢定居于另一乔木种的树冠下。在这样的情形下，该乔木连同其下面定居的草本植物，已经是某种完整的东西，就是说，已经是两个层片构成的森林小群落”（Ярошенко, 1934, 第165页）。英国植物学家瓦特（Watt, 1947）对植物群落的图案（pattern）的理解就是这样的。关于南丹兹山的同龄山毛榉林的图案的动

态,他指出四个相(phase)(我理解是四个小群聚型): (1)无地面植被,(2)含有 *Oxalis*, (3)含有 *Rubus*, (4)林隙地。这些相的存在决定于优势乔木的年齢变化、生长速度和密度,以及它們与下层变化的相互关系和与乔木后来的消退、死亡和树干腐朽(这一点导致林隙地的形成)的相互关系。遺憾的是 B. A. 贝科夫(Быков, 1953, 1957)在其《地植物学》的两个版本中造成了混乱,他把小群落确定为“植被的个别地段,它不包含植物群落的一切层,而是在其中的一层中的不大的、与該植物群落保持有机联系的嵌入体”(1957, 第 35 页)。然而,小群聚(小群落)的正确定义,应当是把小群聚理解为植物群落水平分化的一个最小的成分,它包含植物群落的一切层,因而具有一定的完整性,但这种完整性并不排除它同其他小群聚在空间上和时间上的經常相互联系。

## 第五节 外貌、生活型和周期性

每一植物群落都有一定的外貌或相貌。这是由于植物群落的組成中含有某种外貌的植物。从亚理士多德(Aristotle)和提奥夫刺斯塔(Theophrastus)以及后来的切查尔比諾(Cesalpino)和十六世紀其他科学家的时代起,植物根据外貌而划分的分类法就奠定了基础。1805 年,植物地理学家的奠基者洪保德(Humboldt)提出了植物根据外貌的分类,他确定了 19 个植物型(vegetation form)(按照他的叫法)。例如,他在这些植物型中划分了禾草型、蕨型、藤本型、仙人掌型、芭蕉型、照叶型等等。在洪保德之后,許多科学家陆续拟定了这样的分类,而且随着时间的演进,这些分类法越来越多地不但考虑到外貌的特征,而且也考虑到反映一定生存条件的整个植物机构。植物生活型(life form, жизненная форма)的概念就是这样形成的。这个术语是 1901 年瓦尔明(Warming)提出的。可是,丹麦植物学家瑙基耶尔(Raunkiaer, 1934)的生活型系統获得了最广泛的传布;他在 1905 年建議把生活型叫做生物学型(biological type)。瑙基耶尔以复苏芽在植物体上的位置作为自己分类法的基础,他区分出下列的类型:

1. 高位芽植物(Phanerophytes)。越冬的复苏芽位于离地面很高的地方,这一类包括乔木和灌木。
2. 地上芽植物(Chamaephytes)。越冬的复苏芽位于离地面不高的地方。这一类包括半灌木(茎基部木质的植物)、矮生的平臥的小灌木(例如牙疮疽和林奈草)、垫状植物、陆生苔藓和地衣。
3. 地面芽植物(Hemicryptophytes)。越冬的复苏芽位于土壤表面。这一类包括大多数的多年生草本植物。
4. 隐芽植物(Cryptophytes)。越冬的复苏芽位于地下[地下芽植物(Geophytes),鳞茎、块茎和根状茎的草本植物属于这一类]或在湖泊底部。
5. 一年生植物(Therophytes)。仅仅种子越冬。这一类包括一年生植物,但仅仅是春性的,就是說,在春季出苗的植物。

我們把瑙基耶尔的系統作了上面那样的叙述,以便适用于气候温暖或寒冷的苏联北方緯度地区。瑙基耶尔本人则不但注意到复苏芽如何度过冬季,而且也注意复

苏芽如何度过干燥和炎热的夏季。后来，瑙基耶尔(1918)用几个較詳細的低級单位补充了自己的分类法。可是，对瑙基耶尔系統作了最詳細研究和进一步发展的，却是布瑙-布朗喀(Braun-Blanquet, 1928)。瑙基耶尔—布瑙-布朗喀的系統如下：

I. 浮游植物(Planktophytes)(Phytoplankton)。显微的悬浮植物，可以再分为空中悬浮、水中悬浮以及雪中和冰中生活的植物。

II. 土壤微生物(Edaphophytes)(Phytoedaphon)。显微的土壤植物区系，可以再分为好气的和嫌气的。

III. 内生植物(Endophytes)。内部的植物，可以再分为岩石内部、其他植物内部和动物内部生活的植物。

IV. 一年生植物(Therophytes)。这些植物在一个营养期内完全通过从发芽到种子或孢子形成的发育循环，并以种子或孢子的状态度过不利的季节。这一类除了一年生低等(原植物)植物、一年生苔藓植物和一年生蕨类植物以外，还包括所謂真一年生植物(Eutherophytes)的一年生有花植物。最后一类可以再分为匍匐植物、缠繞植物、直立植物、莲座状植物和分蘖植物。

二年生植物在第一年形成莲座叶，应属于地面芽植物。

V. 水生植物(Hydrophytes)。这类植物再分为漂浮植物(例如浮萍、狸藻)、紧贴于水中基质的植物(很多藻类、苔藓、真菌)和固着于水中的植物(睡莲、眼子菜)。

VI. 地下芽植物(Geophytes)。经历不利季节的器官位于地下。这类植物包括真菌地下芽植物、根寄生植物(例如列当、大花草)和真地下芽植物(Eugeophytes)；最后一类再分为块茎地下芽植物、根状茎地下芽植物、根蘖地下芽植物。根蘖地下芽植物占着真地下芽植物和地面芽植物之間的居間地位。

VII. 地面芽植物(Hemicryptophytes) (“半隐芽植物”)。经历不利季节的器官位于地面，为由活或死的芽鳞、叶或叶片碎段构成的地被物保护着。地面芽植物再分为：

(1) 原植物地面芽植物(藻类、地衣、苔藓)；

(2) 有根地面芽植物，本身又再分为：(甲)分蘖地面芽植物(例如各种不同的苔草和禾本科植物)，(乙)莲座状地面芽植物，(丙)有茎地面芽植物(例如有直根和有叶枝的多年生植物)，(丁)攀緣地面芽植物(例如巢菜、山黧豆)。

VIII. 地上芽植物(Chamaephytes)。经历不利季节的器官位于地面以上，仅仅由芽鳞、稠密的枝或死亡的枝保护着。这个极其多种多样的类别可以再分如下：

(1) 篦状苔藓(*Hypnum*, *Hylocomium* 等等)；

(2) 枝状地衣(*Cladonia*, *Cetraria* 等等)；

(3) 匍匐草本植物、半灌木和灌木(*Trifolium repens*, *Linnaea borealis* 等等)；

(4) 肉质植物(*Sedum*, *Sempervivum* 等等)；

(5) 垫状植物；

(6) 攀緣地上芽植物；

(7) 泥炭藓；

- (8) 硬质草本植物(*Stipa tenacissima*, *Lygaeum spartum* 等等);
- (9) 网状(spalierförmig) 灌木。它们可能是常绿的(*Dryas*, *Loiseleuria*), 或是落叶的(*Salix reticulata*, *Arctous alpina*);

(10) 半灌木和矮生灌木。

IV. 高位芽植物(Phanerophytes)。乔木和灌木, 其中再分为:

- (1) 灌木;
- (2) 乔木;
- (3) 肉茎植物;
- (4) 棕榈型植物(*Dracaena*, *Yucca*, *Aloe*, 和其他棕榈科植物);
- (5) 芭蕉型植物;
- (6) 木质藤本植物。

V. 乔木附生植物, 也可以再分为各种不同的类别。

瑞基耶尔—布瑞—布朗喀的分类法虽然相当详细, 但仍然没有提供生活型全部多样性的充分观念。例如, 在这个分类法中, 没有反映 B. P. 威廉斯所确定的那些禾本科植物生活型——根状茎禾草、疏丛禾草和密丛禾草, 没有根据根系特征来划分多年生草本植物和二年生草本植物, 等等。但是, 为了描述群落的外貌, 布瑞—布朗喀的分类法仍然是适用的。一般说来, 植物生活型的问题, 虽然部分地与群落外貌有共同之点, 但却是较广泛得多和多方面的。例如, 植物的某些生活型可以仅仅根据地下器官来划分, 但这些生活型对于群落外貌来说没有意义。也可能有一些生活型, 是根据生理来划分的, 但它们在外貌上相似。另一方面, 拟定一个生活型分类法, 使它能反映这些生活型的演化, 并且是与植物系统学的演化(系统发生)分类法相平行的(但当然不是等同的); ——这也是当前的重要任务。然而, 为了描述群落外貌, 不一定需要发生学的生活型分类法, 而类似于布瑞—布朗喀所提出的人为的(按照 M. B. 库里季亚索夫的叫法; Культисов, 1950) 生活型分类法, 也能够在一定程度上满足我们。布瑞—布朗喀的生活型分类法基本上是生物学的分类法, 就是说, 这个分类法是以作为很多环境因素综合作用结果的植物结构特点和生活方式为基础的。这里所指的是植物的一般外貌特点、越冬特点、繁殖特点等等。此外, 还有一些生态学的生活型分类法, 以植物与某一特定环境因素的关系为基础。例如, 把植物分为旱生植物、中生植物、湿生植物和水生植物, 分为高温植物、中温植物和低温植物, 等等, 都是大家知道的。我们还将在下面专门讨论植物群落生态学一章中再研究生活型的问题。

在描述群落时利用这样的生活型分类法, 我们一方面确定群落的外貌, 另一方面为查明群落生存条件特点提供基础。群落外貌和群落生态有着不可分割的联系。

在季节更替时, 群落外貌发生变化。这种现象叫作季相演替(aspection, смена аспектов); 所谓季相(aspect, аспект), 是指在某一时间的外貌。在描述季相时, 通常指出形成该季相的那些植物种, 区分出背景以及在背景衬托下的个别的特殊的个体或植物群, 记下背景植物和其他植物的颜色。季相的季节性更替, 也是同群落结构的季节性变化和群落生活活动的季节性变化有密切联系的。但是, 如果说, 结构的季节



图8 喀尔巴阡杜鹃(*Rhododendron kotschyii*)

性变化通常属于外貌，那末，生活活动的季节性变化則用周期性 (периодичность) 这一名称来表示。除了某些其他特征以外，这些特征就成为区分草甸群落型、草原群落型等等那样大的群落型的基础。在外表上，就是說，在形态学上，植物群落生活的季节性周期性，表现在季相演替，其中每一季相都有自己的一定的外貌(图8)。可是，为了更深刻地认识群落生活中的季节性周期性，不可仅仅限于外表方面，还必须研究根系中和土壤微生物区系中的季节性变化，以及为这些变化所制约的在土壤中进行的物理化学过程的变化。在各个季节内研究群落各个不同成员的幼苗和正在成长的幼株的数量和状态，也具有很大意义。这种研究将揭示季节性变化同逐年变化以及同群落演替之间的关系。关于周期性，我們将在群落在时间上的变化一章中較詳細地討論。而周期性的研究方法，也将在下面的地植物学研究方法一章中討論。

## 第六节 层片性

在植物群落的各种重要特征中，还常常要提到作为群落組成部分的层片。正象裘-利耶(Du-Rietz)所指出的<sup>1)</sup>，“层片”(synusision, synusie)这一概念和术语，是留贝尔 (Rübel) 第一次在他的报告中采用的。可是，第一次发表这个概念的是加姆斯 (Gams, 1918)；他起初赋予这个概念以相当杂乱的内容。加姆斯区分出三类的层片：一級层片(synusie 1°)，即一个群落中的一个种的各个体的总体；二級层片 (synusie 2°)，即一个群落中的各个不同种、但同一生活型的个体的总体；三級层片(synusie 3°)，即不同生活型的个体的总体。同时，加姆斯认为可以把整个植物群落看作三級层片，也可以把群落的个别结构要素(структурный элемент)(例如层)看作三級层片，如果該层是由各个不同的生活型构成的話。小群落也相当于三級层片，如果該小群

1) 在1954年巴黎举行的第八届国际植物学会議上的报告中。

落是由各个不同的生活型构成的話。

1935年，在阿姆斯特丹举行的第六届国际植物学会議上，加姆斯、李普马(Lippmaa)和裘-利耶一起把层片这一概念作了澄清和限制，从这一概念中排除了加姆斯从前所理解的大部分三級层片。层片的意义，留下来的仅仅是群落內部的某些結構单位，这些結構单位包含一个生活型或几个至少是相近的生活型的植株。在这样的理解下，层片或者相当于层(如果該层是由一个或几个相近的生活型构成的)，或者相当于层的一部分，或者相当于群落內部的无层附生植物或藤本植物一类。加姆斯、李普马和裘-利耶还同意采用层片类型学的三个单位：組合(society)，結合(union)，联合(federation)。“Society”这一术语曾为美国和英国地植物学家所借用，他們把这个术语理解为群落內部的一个具有其他优势种的植物群或小植丛。同时，他們认为在組合中不一定仅仅有一层，而是可以有几个层和甚至几个彼此不相近的生活型。例如，坦斯黎(Tansley, 1946)举出櫟林中的白槭树群作为組合的一个例子，这个树群不但在白槭本身的优势方面，而且在草本层的組成方面都不同于群落的全部其余部分。这样的复杂組合有时可能相当于小群落(小群丛)，但肯定未必能够这样。第一，在一个組合的組成中，也可能含有几个小群落。第二，可能有某些小群落，在群落內部表现得不显著，而形成平稳性镶嵌。小群落是整个群落的水平分化(镶嵌)的产物，而組合则通常理解为并非整个群落所固有的小植丛，这个小植丛在群落中起着异物点缀的作用。

除了广义的組合以外，克列门茨和坦斯黎还区分出“层組合”(layer society)，这样的层組合将是加姆斯、李普马和裘-利耶所理解的层片最低单位。組合仍然不是类型学单位，它不过是植物群、小植丛或小斑点的較确切的同义語。但是，也可以从类型学方面来考慮組合，就是說，把各个彼此相似的組合总称为一个組合型，这个組合型就是結合(union)。可以举出李普马(1939)所描述的“*Galeobdolon—Asperula—Asarum U*”来作为結合的例子；这个結合对于欧洲闊叶林來說是典型的。美国科学家多本迈尔(Daubenmire, 1954)认为結合的确定和研究具有很大意义；他指出，結合說明群落內部环境的特点。因此，在某一結合的一个植物种具有較大多度的地方，另一个种大概也具有較大多度。結合具有一定的物候均匀性，它含于群落的一层中，是由一个均匀的植物生活型构成的。

加姆斯、李普马和裘-利耶把层片这一概念确定为群落的生物生态学的結構部分，而且也是形态学的結構部分；另一些科学家则认为不是这样。例如，B. B. 阿略兴指出，层片不是形态学的概念，而是生态学的概念。例如，在混交林中，乔木层可能是由闊叶树种层片和針叶树种层片构成的，虽然这些树种彼此均匀地混合在一起，B. H. 苏卡乔夫作出了完全不同的解释，他认为层片必然既具有生态学的內容，也具有結構的內容；而且与加姆斯、李普马和裘-利耶相反，苏卡乔夫并不把层片限制在层或附生植被的范围内。根据 B. H. 苏卡乔夫(1957 6)的意见，层片是“植物群落的結構部分，它的特点是具有一定的种类組成，具有构成該层片的各个种的一定生态特征，具有在空間上(或在时间上)的獨特性，因而也具有由該层片植物所造成的特殊植

物群落环境(小环境)”(第 13 页)。按照 B.H. 苏卡乔夫的定义,层、层的那个在结构上独特的部分、小群聚和季相,都可能是层片。层片的这么广泛的理解是从 B.A. 凯勒尔(Келлер, 1923)开始的,他在采用“同住群”(общежитие)这一概念时,写道:“一个群落的組成中的那些在一个生境內的同住群,不但可能在空間上彼此更替,而且也可能在时间上彼此更替,而在第一种情形下不但可能在垂直方向彼此更替,而且在水平方向也可能彼此更替”(第 50 页)。

如果按照加姆斯、李普马和裘-利耶的意义来理解层片,那末,层片和小群聚的区别将是非常明显的。在这种情形下,小群聚可能仅仅符合于单层群落的层片,而且也未必永远如此。但是,甚至如果較广义地理解层片,正象 B.H. 苏卡乔夫所作的那样,把层片理解为群落的任何独特的结构部分,那末,在这种情形下,小群聚这一概念仍然是必要的。小群聚这一概念在这种情形下标志着在小面积上包括群落一切层的那种层片。自然,不能不把这样的层片与层层片(ярусная синузия)或附生层片区别开来。因此,我认为,在理解层片时,不但必須考慮到群落的垂直分化(正象裘-利耶所作的那样),不但必須考慮到群落的水平分化(B. A. 季霍米罗夫),而且必須考慮到这两种分化及其相互联系。在这种条件下,层片的概念中将含有两个特征:结构的完整性,生活型的或多或少显著的均匀性。首先必須认为群落的每一个小群聚范围内的层是层片。例如,如果在森林地段上有几个小群聚,那末,每一小群聚都含有下层(苔蘚层和草本层),也含有上层(下木和乔木层)。于是,任何一个小群聚的苔蘚层(例如,如果它不同于其他小群聚的苔蘚层),是一个层片。草本层、下木和乔木层也是这样。这样看来,层片的概念可能比小群聚的概念更窄些,虽然在单层群落中,这两个概念是吻合的。层片的概念也比层的概念較窄,因为在群落的任何一个地段的范围内,由于各个小群聚的存在,层在水平方向是不均匀的。可是,当任何一层在群落的一切小群聚中是或多或少相同的时候,这个层将符合于层片。而在另一些情形下,层在水平方向分化成一些层片,其中每一层片相当于某一小群聚的层。例如,在草原上,占优势的密丛禾本科植物的草丛,連同与其伴生的其他高等植物以及苔蘚和地衣,是一个小群聚;各个草丛之間的空隙,为其他禾本科植物和杂类草以及苔蘚和地衣占据着,则是另一个或几个小群聚,但其中每一个小群聚都是由两个地上层片构成的:苔蘚地衣层片和草本层片,至于土壤中和草原残落物(“死地被物”或“腐朽物”)中的微生物层片,更不用說了。此外,苔蘚和地衣在密丛禾本科植物的草丛中和在各个草丛之間的空隙中可能是相同的;在这种情形下,这样的草原的苔蘚地衣层符合于层片。

群落内部的那些具有季节性特征、决定某一季相的植物群,也是层片,例如荒漠或半荒漠中的短生植物层片;不过,这个层片同时也是特殊的层(季节性层)。

上面对小群聚(小群落)的概念和层片的概念之間的相互关系所作的分析,在我们看来,不但将帮助我們澄清层片問題的某些混乱,而且帮助我們更好地了解,究竟在什么样的情形下,层片可能等同于小群聚或层,而在什么样的情形下,它们是不同的。在植物界中,层片不能等同于层和小群落的情形,是多得的。因此,决不能同

意 B. A. 季霍米罗夫 (Тихомиров, 1956a, 第 540 页) 的下面意见：“小群落”这一术语是无根据的,因为它似乎在一些情形下等同于层片,而在另一些情形下等同于群落片段。层片和小群落的等同绝不是常常能够发生的,而且这样的等同也仅仅是暂定的,因为甚至在单层小群落中,仍然至少有两个层片:高等植物层片和土壤微生物层片。至于小群落和群落片段,则也不是常常能够等同的,因为群落片段完全不一定仅仅包括该群落所固有的一个小群落。

最近, B. H. 苏卡乔夫 (1956) 特别注意那些很难区分“层片”和“植物群落”这些概念的情形。例如,苏卡乔夫举出一个例子:在黑果乌饭树松林中,有一块单独的大漂砾,其上的苔藓和草本植物的组成,大大不同于周围森林的地被层。苏卡乔夫写道:“在这种情形下,把漂砾植被看作黑果乌饭树松林的层片是不合乎逻辑的。这个植被完全不同于该群落,它在群落系统发生上是在这个群落的外部发育起来的,虽然在自己的个体发生上,它也受到松树林冠的影响。黑果乌饭树松林的植被和漂砾的植被之间的一系列相互关系,具有偶然的性质,而不具有象在黑果乌饭树松林本身中那样成型的一定的形式。漂砾的植被是为另一个群落包围着的一个特殊的群落”(第 479 页)。我们附带提一下,作为一个特殊群落的漂砾植被,相应地具有自己的层片,即与黑果乌饭树松林的层片不同的层片。如果漂砾植被的结构非常简单,以致不能划分成一些层(例如,如果漂砾上仅仅覆盖着低矮的苔藓和地衣),那末,这个植被可能表现为小群聚(小群落)的镶嵌,而这些小群聚在这种情形下将符合于层片。但如果漂砾的植被是由苔藓、地衣和草本植物构成的,因而那怕是仅仅分化成两层,那末,在该植被的各个小群落的每一个中(或者假设在几个小群落中),都至少有两个层片:苔藓地衣层片和草本层片。这些层片同时也是小群落的层。一般说来,如果考虑到植物群落分化成小群落,那末,“层片”这一术语在很多情形下是多余的,因为可以不必叫做层片,而直接叫做某一小群聚的某一层,而如果小群聚是单层的,那末,就整个叫做小群聚。可是常常有这样的情形:“层片”这一术语是极其必要的,而不能用“层”这一术语所代替,甚至虽然可以指出,这个层的确存在于某一个什么样的小群聚中。例如,在把这个术语应用于土壤微生物区系、浮游植物以及应用于树干上的附生植被的时候,就是说,在应用于无层的植被的时候,这个术语是不可代替的。日本植物学家細川 (Hosokawa) 1950 年特别为附生植物层片提出一个术语“空中层片”(aerossynusia),并拟定了研究空中层片的方法;这种方法对于热带地区来说特别有效;在那里,在这样的空中层片的组成中,除了苔藓和地衣以外,还有很多蕨类和有花植物。当然,空中层片不但是整个群落的组成部分,而且也是该群落的每一小群聚的组成部分。可是,这些空中层片已经不是小群落的层,而是无层的形成物。

某些地植物学家,例如李普马,非常重视层片(基本上被理解为层)的研究,以致层片(层)大概成为他们研究的基本单位。关于这一点, B. H. 苏卡乔夫 (1950a) 正确地写道:“我们热烈欢迎李普马及其学生们关于尽可能详细研究层片的呼吁,但应当坚决反对把层片当作植物群落学的基本研究对象,反对在本质上用层片学 (спинузиология) 来代替植物群落学”(第 454 页)。我们附带提一下,如果把植物群落当作地植

物学的基本对象，那末，就必须首先把它当作研究的初步单位。以后，研究就可以沿着两个方向继续进行：一方面，研究群落的各个组成部分——层、小群聚、土壤微生物区系层片，在一定的情形下还有空中层片；另一方面，研究该群落同其他相邻群落的相互关系，研究该群落在植被的较大景观单位的组成中的作用。

## 第七节 生境特征

某一群落的生境的特征，就是说，环境条件的特征，是植物群落的一个不可分割的特征。同时，必须强调指出，不可能把植物群落同生境严格划分开来。例如，乔木林冠是群落本身的一个要素，同时，它不但对于下木和草本层来说是环境成分，而且对于构成该林冠的那些乔木来说也是环境成分。逐渐干枯的叶，当它还停留在树上的时候，是植物的一部分，但一旦它落到地上，它就成为森林残落物的一部分，就是说，就它同母树的关系来说，它已经成为环境成分。某些科学家区分出生境和无机生境（*экотоп*），把前者理解为一切环境条件，而把后者仅仅理解为非生物界因素总体，就是说，气候条件、土壤水分和盐分状况以及部分地还有地形特征的总体。但是，这样的区分完全是人为的，因为植物群落本身也影响气候条件，形成所谓植物气候（*фитоклимат*），而土壤的水分盐分状况则在很大程度上决定于有机物质在土壤中分解的特征。

实际上，在描述某一群落的生境时，我们记录：地理位置，海拔高度，地形特征（坡向、小地形等等），土壤条件，动物和人类的影响的性质。这一切综合起来，就是植物群落的一个极重要特征，没有考虑到这个重要特征，植物群落的研究就变成单纯形态学。

上面所说的各种基本特征，使研究家能够在现场区分植物群落，并借以认真地认识植被的结构。某一地区的植物种类组成的研究，就是说，植物区系的研究，是植物区系学家的任务，而群落和由群落构成的植被的研究，则属于地植物学家的活动；虽然如此，但地植物学家对他所描述的群落和整个调查地区的植物区系（种类组成）的研究，也不应当袖手旁观。他应当关心该地区植物区系历史的问题，把这些问题同植被历史的研究联系起来；每一个地植物学家应当同时也是植物区系学家或植物分类学家，只有在这种条件下，植被的研究才是真正合乎要求的。

## 第四章 植物群落的生态

海克尔(Haeckel)在1869年就提出的“生态学”(ecology)这一名称,起源于希腊語“oekos”,意指“所在地”,这个名称用来表示关于生物有机体和环境的相互关系的科学。这样看来,生态学有植物生态学和动物生态学之分。

我們不但可以提到个别个体和个别种同环境的相互关系,而且可以同样地提到群落同环境的相互关系。

植物群落生态的研究,是地植物学研究的极重要部门之一。我們的任务不是詳細叙述植物群落生态研究(这一研究同构成群落的那些植物的生态的研究有密切联系)的理論和实践。但我們仍然将討論某些最重要的概念。

### 第一节 生态因素及其对植物群落的影响。各种生态因素的相互作用、相互置换及其范围

环境是对植物起着作用的那些生态因素的复杂总体。在各种生态因素中,应当指出四个主要类别:气候因素(基本上决定于大气现象),土壤因素(决定于基质、土壤),生物因素(决定于其他植物或植物群落和动物),人为因素(决定于人类)。

上述的每一类别是由很多因素构成的,例如,气候因素包括:光、热、风、空气水分、降水等等。而这些基本因素中的每一个,在本质上也是一大类的因素。例如,光因素可以再分为光强度、光組成(就太阳光譜某些射綫占优势而言)和日照长短。热因素可以按照年积温、冬季最低温度、夏季最高温度以及温度年进程和昼夜进程的其他特点等等再来划分。由此可见,生态因素表现为何等复杂的现象;在自然界中,任何一个生态因素都不是单独起作用,而永远是同其他因素共同起作用,因此,生态因素作用的复杂性大大增加。瑞士生态学家和地植物学家留贝尔(Rübel, 1922, 1935),对生态因素的綜合作用以及一些因素为另一些因素所替代的問題,作了值得注意的分析研究。他強調指出,在研究生态因素的綜合作用时,必须永远考虑到,只有当其他因素也充分起作用的时候,每一个生态因素才能全部表现自己的作用。例如,如果土壤富有营养物质,那末,在缺乏必要的土壤水分的情形下,这些营养物质不能表现自己的有利作用,或者相反地,沒有土壤营养物质,水分和阳光也不可能对植物有利。B. P. 威廉斯較明确地把这个法則表达出来,把它叫做四种因素或四种植物生活条件(光、热、养料<sup>1)</sup>和水分)的同等重要性或不可替代性。这样看来,如果可以提到生态因素的替代性,那末,这仅仅是在一定的范围内是如此。只有在保証这四种植物生活条件的情形下,因素的替代性才可能发生。例如,一种水分因素(降水)有时可能为另

1) 最好是說“土壤营养”(或者对于水生植物來說是水分营养),因为光也是綠色植物的养料因素。

一种水分因素(空气水分、人工灌水)所替代,但不能为光因素、热因素或土壤营养因素所替代。这样看来,只有考虑到由威廉斯法則得出的那些限制,才可以接受生态因素的替代性。

然而,甚至在这些范围内,植物和动物利用生态因素替代性的能力,在自然界中也有巨大的意义。这种能力同有机体对其生存条件的所謂选择性,有着直接的联系。有机体在对环境条件方面的选择能力,連同它在某些范围内适应于新的改变的生存条件的能力,一起起着作用;这一点也是显然的。有机体的这两种特性,决定着同一些种的植物(而有时还有相似的群落)在生态因素組合或多或少不同的地点上生存的可能性,并使植物种向环境条件不同于其原产地的地点迁移成为可能。

除了植物和动物的影响以外,留贝尔还把人类的活动列为生物因素。然而,实际上,人为因素(人类活动)在原則上同生物因素有着深刻的區別。生物因素首先是决定于生物学的原因,而人为因素及其对植被的影响的特征,則首先决定于人类社会的社会条件。

留贝尔举出許多例子,說明生态因素替代的情形。例如,为了說明一种气候因素为另一种也是气候的因素所替代的现象,他指出降水为空气水分或雾的替代的情形。例如,在瑞士的某些地区,降水对山毛櫟來說并不充分,这里的山毛櫟林出现于經常起雾的地帶內。英国大部分地区具有較小的年降水量,但是空气湿度在这个国家內替代了降水,降低植物蒸騰作用。低温也常常以同样的方式起着作用。結果,在英国,森林植被的良好发育,与在北美洲东部比較起来,只需要  $2/3$  到  $1/2$  的年降水量。同时,降水与蒸发的比例在两种情形下則是相同的。

机械組成輕的土壤为含有石灰的粘质土壤所替代,可以作为一种土壤因素为另一种也是土壤的因素所替代的例子。这一点可以用鈣离子的絮凝作用来解释,它决定結構团聚体在粘质土壤中的产生。

气候因素为土壤因素所替代的情形,是值得注意的。在中欧,干燥的石灰土丘陵,特别是在南坡,分布着地中海地区的典型植被。这是石灰土的干燥和温暖替代了地中海气候的后果,正象留贝尔所說的,地中海南方气候“通过土壤因素的作用而再现于干燥温暖的土壤上”。相反地,土壤的低温和潮湿也能够促使北方植被在南方炎熱气候的地区内定居。在地中海地区以及再往南直到非洲荒漠,河流和溪澗的岸边的森林植被,接近于中欧的夏綠林(Aestisilvae),例如利比亚綠洲上的杨树丛。一般說来,水分通过土壤因素的作用而替代了某些气候因素。在炎热地区内,水分起着冷却剂的作用,替代了低的空气温度;而在寒冷地区内,則起着保温剂的作用。

乍看起来,可能以为气候因素为土壤因素所替代的情形违反威廉斯法則。可是,实际上并不是那样。例如,如果說,地中海植被出现于中欧石灰土丘陵的南坡上,那末,在这种情形下,大气热量也是为热量本身所替代,即仅仅为土壤热量所替代,而完全不是为土壤营养因素或任何其他因素所替代。

留贝尔举出的土壤因素为生物因素所替代的例子,也沒有违反威廉斯法則。例如,留贝尔指出,某些盐土植物能够生长在非盐漬土上,而很多“石灰土”植物(鈣土植

物)則能够生长在缺钙的土壤上,如果沒有其他种競爭的話。虽然在这些例子中,生物因素(更正确地說是植物群落学因素)的变化也导致植物对土壤条件的要求的变化,但是在这里,我們在本质上甚至沒有看到一个因素为另一个因素所替代的情形。这里只发生各种因素的相互联系,而沒有发生替代性本身。

Ю. Н. 庫拉治斯科夫斯基(Куражковский, 1957)举出一些資料,按照他的意见,这些資料违反威廉斯法則。例如,他指出,在薩兰泡里村(汉提曼西斯克民族州的极北部的森林冻原帶內),集体农民 Г. И. 謝米扬什金不止一次成功地在露地上栽培了喜温的南瓜。这是由于气候因素为下列土壤因素所替代的結果:排水,建造土壤通气良好的高畦,施用大剂量的厩肥,等等。但是,即使在这里,这一切措施也基本上归結为土壤的保温,就是說,热因素仍然不是为光因素、不是为水分因素、不是为土壤营养因素所替代。此外,庫拉治斯科夫斯基指出,除了上述的一切措施以外,还为南瓜選擇了最不受霜冻的地段。

还可以举出一些事实,來說明威廉斯指出的四种植物生活条件的部分相互替代的可能性。例如,大家知道,紅三叶是寿命不长的植物,它在栽培条件下常常在第三或第四年死亡,而且常常表现为冬季受冻。但是,在改良土壤营养的条件下(施肥可以达到这一点),紅三叶就較为长寿(Калинкевич, 1955)。在这个例子中,我們看到热因素为土壤营养因素所部分替代(而不是完全替代)。上述的情形仅仅显示一个植物种的习性,而不是由几个种构成的群落的习性。对于群落來說,四种植物生活条件中的一种受到那怕是部分的替代的事实,我們还不知道。

生物因素在植物分布中起着显著的作用。深入查明所謂植物因素(就是說,一些植物种同另一些植物种的相互关系)的作用,是非常重要的,至于动物的影响就更不用說了。如果不注意这一点,那末,在解释各个不同植物种和由它們构成的群落在一定生境型內的分布的某些规律时,就容易犯錯誤。有一些植物,对土壤条件的要求极不严格,而且在良好的土壤上容易让位于其他种。松树就是这样的植物,例如,在南高加索的森林区内,松树常常生长在干燥的石质的南坡上。可是,松树在这里传布的历史的研究表明,它从前也曾經分布在土壤良好、深厚和潮湿的北坡上,但后来就为山毛櫟、冷杉和某些其他树种从那里排挤出去。如果不知道这一点,那末,就可能认为,松树較喜爱干燥的石质土壤;然而实际上,它所以定居在那里,是因为那里是它不会遇到其他乔木树种競爭的唯一地点。

## 第二节 主要和次要的生态因素

按照威廉斯法則,并不是一切生态因素对植物和群落的分布都具有同等的意义。例如,在各种土壤因素中,最重要的是土壤湿度和土壤肥力(就是說,富有可利用的营养物质的程度)。其他的土壤因素,例如土壤酸度等等,通常具有較局部的意义。在确定同一个种在其分布区的各个不同部分內的习性时,很容易确定上述一点。如果种要求潮湿土壤,那末,在其分布区的一切的、甚至最孤立的部分內,它也在某种程度上保存这种特点。至于种对土壤富有可利用的营养物质的程度的要求,也是这样。相

反地，对土壤某种酸度的严格要求，则常常仅是间接地同土壤酸度联系起来，而在实际上，这种严格要求决定于仅仅在一定条件下与酸度有共轭关系的其他土壤特性。土壤湿度常常是这样的特性：例如，在北方，潮湿的土壤通常是酸性的。土壤营养物质的贫乏，同样常常与酸度有共轭关系：例如，北方的高位沼泽的土壤是酸性的，而且非常贫瘠。

在二十世纪二十年代，植物及其群落同土壤酸度的关系的研究特别普遍。这当然是相当重要的因素，但不是主要的因素，因为它大多具有局部的地区性的意义。植物对钙的严格要求，也常常具有这样的局部意义。很多科学家曾经编制了某些植物名录，据说这些名录中的植物一定要求土壤中含大量钙；但大多数的这些种后来也在缺钙的土壤上被发现（在不同的气候条件、土壤结构条件下等等）。

印度科学家巴鲁查和萨蒂亚纳拉扬（Bharucha a. Satyanarayan, 1954）不久以前的研究表明，喜钙植物的问题，也象避钙植物的问题那样，比粗浅看来更为复杂得多。这些科学家指出，钙土植物在很多情形下也能在酸性土上良好生长；他们作出结论，不论土壤中的含钙量如何，这些植物都吸收大量的钙。此外，还发现，钙土植物在大致中性的土壤上的生存决定于土壤中交换性盐基的巨大含量。因此，应当把钙土植物理解为既是碱性土植物（这些土壤具有7.0—8.6的pH值，并含有碳酸钙或交换性钙），也是中性土或弱酸性土的植物（这些土壤具有6.2—7.0的pH值，但含有大量的交换性盐基）。巴鲁查和萨蒂亚纳拉扬顺便阐明，土壤中有无游离碳酸钙，不一定与土壤pH值有关系，碳酸钙含量的增加不一定导致碱度的提高。

从威廉斯法则可以看出，并不是一切因素都能够相互替代，而任何植物和任何群落都必须有一定标准的湿度、热、光和土壤营养。应当认为这些生态因素是主要因素，而其余的生态因素是次要因素。必须指出，某一植物种对土壤湿度的要求的永恒性，过去经常受到科学家们的充分评价；把植物分为旱生植物、中生植物和湿生植物的著名分类法，就是以上述永恒性为根据的。根据植物对土壤肥力的要求来划分植物，则较不普遍。根据这个特征，可以区分出肥土植物和瘠土植物。瑞典科学家哈特-阿-谢介尔什塔德（Hard av Segerstad, 1924）拟定了较详细的这种分类法，他区分出下列几类：

（甲）窄幅营养植物（Stenotropic plants）——在某一方面对土壤地位级（Bohnter）明显表现出严格要求的种。

1. 肥土植物（Eutrophic plants 或 Megatrophic plants）——在肥沃土壤上发育得最好的种。

2. 中土植物（Mesotrophic plants）——在中等土壤上发育得最好的种。

3. 瘦土植物（Oligotrophic plants）——在贫瘠土壤上发育得最好的种。

（乙）广幅营养植物（Eurytropic plants）——对土壤地位级没有明显表现出严格要求的种。

哈特-阿-谢介尔什塔德提出了瑞典的肥土植物、中土植物、瘦土植物和广幅营养植物的名录。我在研究这些名录并把它们同南高加索的相应资料进行比较时，深信：

在瑞典表现为肥土植物、中土植物、瘠土植物或广幅营养植物的一切种，在南高加索也表现得同样。事实是这样，虽然这些地区彼此相隔很远，而且一切其他土壤气候条件也大大不同。

某些植物种的肥土营养性的原因是完全可以理解的。土壤肥力作为一个有利因素起着作用。因此，我們的一切栽培植物，除了少数的例外，都是肥土植物。某些种的广幅营养性也不需要特别的解释：它与这些种的土壤营养幅度的广度有关。可是，哈特-阿-謝介尔什塔德对中土营养性和瘠土营养性所作的解释，是不十分清楚的。特别不可理解的，是为什么瘠土植物恰恰在贫瘠土壤上发育得最好。这一点的本质在于瘠土植物是一个不纯一的植物类别。一些瘠土植物在贫瘠土壤上发育得较好，是因为它们具有内菌根，就是说，处于同真菌共生的状态下，这些真菌的菌丝深深地伸入植物的组织内。形成内菌根的真菌，为了自己的发育常常要求酸性土，而贫瘠土壤常常是酸性的，然而肥沃土壤则常常是中性的，有时是碱性的；很多有内菌根的植物的瘠土营养性的原因就在这里。

这里必须指出，如果說，基质的某种酸度或碱度，对于很多高等植物來說是次要的因素，那末，对于低等的真菌和细菌來說，酸碱度则常常起着决定的作用。因此，有内菌根的高等植物，对于酸度是敏感的，它们常常要求酸性土，因而是瘠土植物。这是瘠土植物中的一类。这一类包括杜鹃科(Ericaceae)的很多代表植物，例如帚石南(*Calluna vulgaris*)、杜鹃属的很多种，以及黑果乌饭树、牙疮草等等。禾本科的 *Nardus stricta* 也属于有内菌根的瘠土植物；它在苏联的某些类型的放牧场上很丰富，但没有任何饲料价值。防除这种植物的最好措施，是对土壤施用有机肥料；这样的施肥能增加土壤的通气和降低酸度。

泥炭藓是瘠土植物的另一类。它们没有根，甚至没有假根（假根常常仅仅出现于发育的最初阶段中，即在原丝体上），也完全没有菌根。此外，泥炭藓明显地倾向于反应酸性的贫瘠土壤。奥尔逊(Olsson)在不同酸度的土壤上栽培泥炭藓的试验，是大家知道的。这些试验表明，泥炭藓在 pH 值为 3.5—4.5 的酸性土壤上生长得最好，而在中性和碱性的土壤上则受到明显的抑制。

泥炭藓是瘠土营养性表现得非常明显，但同有无菌根没有关系的植物的例子。同时，泥炭藓的整个机构，特别是它们吸入大量水分的能力，是对在土壤营养不足的条件下生长的适应。按照 B. P. 威廉斯的意见，泥炭藓吸收的水分是泥炭藓灰分营养的重要来源。此外，威廉斯还指出，泥炭藓的一切器官中含有解胱酶。在泥炭藓植株的较低部分死亡之后，它们的细胞原生质就为解胱酶所破坏，而这些部分的一切矿物盐和氮就以渗透的方式向上移动，成为建造新组织的可塑性材料。威廉斯认为，泥炭藓的所谓透明细胞(hyaline cell)，即充满空气的死细胞壁，也是由于它们的原生质体为解胱酶所破坏的结果而形成的。

有一些植物，对土壤肥力的要求在本质上不严格，但在良好土壤上不能战胜很多其他种的竞争，因而被迫定居于贫瘠土壤上；这些植物不应当列为瘠土植物，而应当列为广幅营养植物。例如，欧洲松和榆属的某些种，可以列入这一类。在把它们种植

在肥沃土壤上的时候,它們提高了自己的生活强度;这就說明它們不是真正的瘠土植物。

还有很多植物,与固氮細菌共生,在自己的根上形成根瘤;这些植物显然应当属于广幅营养植物。除了豆科植物以外,沙棘属(*Hippophae*)、胡颓子属(*Elaeagnus*)和某些其他植物,也属于这一类。

### 第三节 生态因素的物理性质和生理性质

在研究生境的生态特性时,必須区别某一生态因素的作用的两个方面。例如,沼泽土在物理方面常常非常潮湿,但这些水分可能是植物所不能利用的;这种情况或者是由于强酸性反应的結果,或者是由于水分同土壤胶体构成束缚水的結果,或者是由于低温的原因。关于这样的土壤,人們說它們是生理干旱的土壤。在同样的意义上,也可以提到养料丰富、但不肥沃的土壤,就是說,生理貧瘠的土壤。某些沼泽土,例如低位沼泽的某些土壤,常常含有很多灰分元素,但这些灰分元素处于植物很难利用的形态;这些土壤属于生理貧瘠的土壤。

北方地区和高位山地区域的寒冷或凉爽的气候,使有机物质不能充分分解,因而引起泥炭在土壤中的积累。这样的土壤上的典型植物,通常具有旱生形态的結構特点:小而紧贴茎的叶,茸毛,蜡层,角质层发育等等。可是,与不但生理干旱、而且物理干旱的土壤上的真正旱生植物不同,上述的植物叫做湿冷生植物(*psychophyte*)。很多(如果不是一切)典型湿冷生植物,同时也是瘠土植物,因为生理干旱的土壤通常同时也含有极少的可利用的营养物质。但是,如果說,一切或几乎一切的湿冷生植物同时也是瘠土植物,那末,絕不是一切瘠土植物都是湿冷生植物。有不少的瘠土植物,生长于物理干旱的、温暖的、但同时是貧瘠的土壤上,例如南方很多石质干燥土壤。其上生长的瘠土植物同时也是旱生植物,但它們不是湿冷生植物。

沼泽植物和冻原植物为我們提供湿冷生瘠土植物的例子。干燥石质坡地的某些植物,滿足于各个碎石块之間的少量的細土聚积物;它們可以作为旱生瘠土植物的例子。例如,刺磯松属(*Acantholimon*)植物、百里香属(*Thymus*)植物和很多其他旱生小灌木和小半灌木,就是这样的植物。

气候因素在物理作用和生理作用方面也可能不同。例如,年降水量相同、但降水在各个季节內的分配不同的两个地点,在植物生长条件方面也永远是显著不同的。地中海地区的植物区系中的旱生植物百分率,比中欧地区大得多,虽然地中海地区的年降水量通常多些。这一点可以这样来解释:这里的基本降水集中在秋冬各月份,而在中欧,降水在各个季节內分配得較为均匀。

### 第四节 指示植物学說及其与生态因素替代性的联系

利用野生植被作为某些土壤气候条件的指示植物,很久以来就为人們所采用,并首先在北美洲获得了特別发展;在那里,农业在欧洲人移居这个地区时迅速扩大,要求对自然条件特征作出迅速判断。只要善于利用野生植被特点的知識,則野生植被

的確能够成为自然条件的良好指示者，因而成为当地經濟价值的指示者。但如果这时候不注意到生态因素的替代性，那末，就可能犯很大錯誤。例如，某些科学家醉心于指示植物达到这样的程度，以致他們嘗試寻找某些植物种，在其分布区的任何部分内都是同一些环境条件的指示者。但实际上，这样的种是很难找到的，而常常是完全不可能找到的，因为如果該种的分布区十分广闊，那末，在該分布区的各个部分内，这个种通常出现于各种不同的生境內，特別是出现于各种不同的土壤上。例如，欧洲山毛櫟(*Fagus silvatica*)在英國倾向于石灰土，而在中歐也分布于反应接近中性的普通森林土上。这一点可以这样来解释：在中歐的温暖气候下，普通森林土对山毛櫟較为有利，而在不列顛群島的較潮湿的滨海气候下，則山毛櫟喜欢較干燥的土壤。在这里，我們获得了气候因素为土壤因素所替代的例子。不过，可能这个問題还更复杂些，因为这里大概还掺杂着其他种的对抗作用的影响，这些种在英國西北部把山毛櫟从普通(非石灰性)森林土上排挤出去。在这个例子中，我們看到，任何一个植物种都不可能在其分布区的一切部分中成为同一些土壤条件的可靠指示者，特別是如果这个植物种的广闊分布区包括气候不同(或者植物間相互关系的历史不同)的区域的話。一般說來，作为任何环境条件指示者的植物种，仅仅可能具有有限的应用，这种应用不能超出一个自然省的范围以外。較普遍作为指示者的，不是个别的种，而是植物群落。例如，欧洲松(*Pinus silvestris*)在苏联欧洲部分出现于森林区范围内的各种极其不同的土壤上，从悬崖和相当干燥的砂地直到沼泽化土壤；而对气候要求不大严格的黑果乌饭树，则出现在从森林区到冰沼区的整个范围内，而且既生长在潮湿土壤上，也生长在石质的悬崖土壤上。但是，象 *Pinetum myrtillosum* (黑果乌饭树松林)这样的林型，则仅仅适合于严格一定类型的土壤条件，而只出现在森林区内。

A. A. 戈尔佳根(1900)在我們上面已經提到的著名著作《关于認識西西伯利亚土壤和植被的資料》中，写道：“个别的植物类型在大多数情形下不是固定适合于一定土壤的：这种特性通常仅仅是該地点的少数的种所固有的，这些种大多是稀见种，因而很少是特征种。显然，应当认为各个植物类型的整个組合(植物群落)，才是較为固定适合于一定土壤的，但即使在这里，这种固定性也是頗为相对的。如果把草原中間的森林毀掉，那末，在森林的地点，将发育着与在草原上茂盛发育的植被或多或少相似的草本植被；它同典型草原植被的差异在某些情形下用有經驗的眼睛可以觉察到，但也可能未必如此；无论如何，这些差异不是可以准确表达出来的”(第7页)。

在南高加索，科尔希达的多树种闊叶林可以作为潮湿亚热带气候的良好指示者。这片森林出现在科尔希达(南高加索西部)的海拔不超过600—700米的地点。构成森林基础的那些乔木树种——山毛櫟、栗、鵝耳櫟、櫟和櫟——个别地上升到山区的很高地点。但是，上层由这一切树种混合构成的整个科尔希达森林植物群落，仅仅限于上述的垂直界限内。同时，这片森林发育所处的土壤条件，是相当不同的。只要指出下面一点就够了：这片森林既出现于薄的粗骨土上，也出现于很厚的土壤上。

在一个群落中，可能出现在生态上非常不同的-一些种；在这种情形下，很难利用植物群落作为指示者。例如，在离阿尔泰山麓不远的地点，B. A. 凯勒尔(1911)观察

到一个群落，在这个群落中，芦葦与草原針茅一起混合生长。关于这一点，凱勒尔写道：“要怎样解释沼泽植物（芦葦）和草原植物（針茅）一起生长这种乍看起来是反常的现象呢？毫无疑问，在这里，芦葦借助于自己的根系利用富有水分的較深土层，而針茅則利用較干燥的表层”（第35页）。凱勒尔又写道：“这里发生一个問題，芦葦怎样在表层干燥的基质上定居呢？可是，在对一切随同发生的条件稍微进行分析，这个問題就毫无困难地解决了。就是說，我們有根据可以认为，每年在营养期的某一時間內（例如在春季），該生境內的地下水接近地表，或甚至渗出地面，或者这种现象可能发生在某些特殊的年份，而那时候，芦葦就在这里定居”（同上）。

一般說来，土壤湿度状况变幻不定的生境，常常出现了由在生态上不同的植物构成的群落。例如，在苏联沿海边区的汉卡湖沿岸平原上以及在阿穆尔河地区的泽雅-布列英平原上，无论在不同季节内或者在不同年份内，湿度通常都发生剧烈的变动。因此，在那里，常常观察到在生态上不同的植物种一起生长的情形。例如，本来生长于草原和草原化草甸上的禾本科植物細落草（*Koeleria gracilis*），在那里有时与沼泽化草丘地上的喜湿的苔属植物种一起出现。而且，无论苔草和落草，都沒有受抑制，而是正常地发育和結实。

也有这样的情形：生态上不相似的植物的一起生长，不是决定于某一因素的剧烈变动，而是相反地，决定于該因素的冲淡和緩和作用。例如，在南薩哈林島和千島群島的山区內，偃松（*Pinus pumila*）常常与箬竹（*Sasa* 属的各个种）一起生长。大家知道，偃松是适应于北方和高山的严酷条件的植物，是堪察加半島和鄂霍次克海沿岸北部的典型植物。至于 *Sasa* 属的竹类，则它們在苏联的領土上仅仅在薩哈林島（主要是該島南部）和千島群島的南方諸島上野生。这两种植物在南薩哈林島山区內的一起生长，可以用厚的稳定雪层来解释；虽然冬季相当严寒，但雪层保护了隐藏于土壤中的箬竹根状茎免于冻死。在沿海边区内，野生的箬竹并不存在，这大概是同冬季少雪有关。

在这些例子中，我們看到，利用植物和群落作为土壤气候条件的指示者时要求对生态环境进行全面的分析。

在苏联，利用野生植被作为一定环境条件的指示者的問題，在草原和半荒漠帶內获得了最深刻的研究。B. A. 凱勒尔、И. В. 拉林（Ларин, 1953）等人的著作专门討論这个問題。拉林把植物群聚看作某些小景观的指示者。他利用植被的指示意义，編制了伏尔加河和乌拉尔河之間地带的草原和半荒漠的小景观的检索表，并指出每一个小景观作为农业用地的特征。草本、苔蘚和灌木的指示植物种的利用，在林型学中非常普遍。这项利用主要是由 Г. Ф. 莫罗佐夫（Морозов）的著作树立开端的，而后来在 B. H. 苏卡乔夫、С. Я. 索科洛夫、П. С. 波格列布尼亞克（Погребняк）、Д. В. 沃罗比約夫（Воробьев）等人的著作中获得了发展。草甸植物和由它們构成的群落的指示意义，受到 Л. Г. 拉孟斯基的很大注意。

这样看来，利用植物群聚作为指示者，在草甸放牧场經營、林业、农业区划和小区域划中非常普遍。

在各种不同的土壤改良工作中以及在一般的土地品质評定、其中包括选择生荒地和熟荒地来耕种时,指示群落也具有同样重大的意义。

在奥地利,赫克(Hecke, 1951)尝试利用各种不同的草甸群落作为指示者,来选择果树品种在卡拉津区内推广的地点。他在确定指示群落时,考虑到垂直地带性,就是說,为“下櫟林級”、“中櫟林級”、“上櫟林級”等等分别确定指示群落。赫克为每一垂直級(вертикальная ступень),以及該垂直級范围內的每一个根据指示群落而确定的生境型,规定了适合的果树品种。后来不久,采勒尔(Zeller, 1953)拟定了伍登堡北部果树品种的生态分类。爱伦堡(Ellenberg, 1954)在《农业植物社会学》这一专题著作中,比較了赫克和采勒尔的資料,发现他們的資料中有一致,也有某些矛盾。例如,梨品种“Gellerts Butterbirne”和苹果品种“Roter Trierer Weinapfel”,被认为在伍登堡不是非常喜湿的,但赫克在为它們选择土壤条件时,却举出含有燕麦草(*Arrhenatherum elatius*)和黃三毛草(*Trisetum flavescens*)的湿草甸作为指示群落。爱伦堡写道:可能这些品种不是喜爱,而仅仅是忍受其他品种已經不能忍受的潮湿土壤。此外,爱伦堡也指出赫克的著作的另一缺点,即沒有指明局部气候,而局部气候的知識在推广果树作物时是多么重要的。一般說来,爱伦堡认为,在为各种不同果树品种选择地点时,仅仅遵循植物群落是不够的,至少在德国西南部是如此。在相同的植物群聚下面,可能出现对果树作物來說价值不同的各种土壤。例如,含有燕麦草的典型草甸,既出现在河漫滩粘壤土和黃土性粘壤土上,也出现在泥灰土上、低位沼泽泥炭上,而在良好施肥的条件下,还出现在砂壤土上。这时,最后这两种生境已經不利于果树作物。爱伦堡认为:要正确推广果树品种,必須編制考慮到植被、土壤和气候的自然条件图;而要組織大规模的果园經營,則还需要經濟学的因素。可是按照爱伦堡的意见,这一切絲毫不能贬低指示植物的意义,因为它是进行这类工作时的必要环节。土壤研究和气候研究,无论是单独进行还是綜合进行,都不能代替地植物学研究。地植物学研究,在利用植被作为环境条件指示者时,获得了关于土壤因素和气候因素的集中表现的概念,这种集中表现能最充分反映环境条件。但是,一定植物群落在每一地点上的生存,不但决定于现代的土壤和气候,而且决定于当地历史、人类影响以及同其他群落的相互作用。正因为如此,所以我們在利用野生植被作为环境条件指示者的时候,不能把野生植被評价为絕對指示者,而应当用土壤学、气候学以及上面指出的經濟学的資料,来补充地植物学的資料。

施沃(Soo, 1954)报导了匈牙利科学家马格雅(Magyari)和托佛(Tóth)关于利用草本群落和灌木群落作为在砂地造林时推广某些乔木树种的指示者的著作。在多瑙河和提索河之間的分水岭上,区分出两种类型的砂丘地。在第一种类型上,砂土是貧瘠的,大多是粗粒的,水分状况不利。在这里,在地下水深为1—1.5米的低地上,发育着由麦氏草(*Molinia coerulea*)构成的草甸;这个草甸在地下水深为2—2.5米的較高处过渡成迷迭香叶柳(*Salix rosmarinifolia*)群落。在更高处,到砂丘頂部,則分布着稀疏的(不郁閉的)叶鞘羊茅(*Festuca vaginata*)群落。

第二种类型是水分状况較为有利的已經固定和富有腐殖质的砂质土。在这里,

在低地上分布着由小糠草(*Agrostis alba*)构成的草甸；这个草甸在较高处过渡成沟叶羊茅(*Festuca sulcata*)群落。在砂丘的顶部，即过去挖掘林木树根的地点，出现狗牙根(*Cynodon dactylon*)小草甸。最后，在森林采伐迹地的砂质土上，发育着拂子茅(*Calamagrostis epigeios*)群落。

马格雅和托佛建議乔木树种的下列配置：

1. 麦氏草草甸占据的地点，几乎不适于造林。只有在有些地方，可以种植松、樺或櫟。

2. 迷迭香叶柳群落指示种植杨、山杨、紅松和黑松的可能性。

3. 叶鞘羊茅群落占据的地点，被建議在坡地上种植紅松、黑杨和檜，而在頂部种植黑松和美洲檜。在出现 *Fumana* (半日花科的一种旱生小灌木)的地点，造林是无希望的。

4. 拂子茅群落占据的地点，适合于种植杨、麻櫟、黑胡桃、山榆、欧洲朴、美洲檜。

5. 小糠草构成的草甸，在潮湿地点可以种植櫟或櫟，而在較高的干燥地点可以种植櫟、山榆、杨。

6. 沟叶羊茅群落指示种植麻櫟、櫟、山榆、某些杨树、洋槐的可能性。

7. 狗牙根群落指示适合于种植洋槐、杨、黑胡桃、欧洲朴、美洲檜、松的地点。

上面已經指出，在格魯吉亚共和国的西部地区內，科尔希达森林是亚热带气候的可靠指示者。在南高加索东部地区內(亚美尼亚共和国)，由高加索朴(*Celtis caucasica*)、鈍黃連木(*Pistacia mutica*)、无花果(*Ficus carica*)和石榴(*Punica granatum*)构成的疏林，是亚热带气候的指示者(在这种情形下已經不是潮湿气候，而是向干燥气候过渡的气候)。1946—1947年，我們在亚美尼亚很多地区內研究了这些疏林在受到采伐和受到山羊及綿羊践踏后幸存的残余森林的分布；这次研究使我們能够确定相当大量的亚热带小区域(микрорайон)，这些小区域以斑点的状态零乱散布在温暖的非亚热带气候的背景上，而位于低山带的最温暖的地段。在很多情形下，在栽培景观中間保存下来的上述疏林个别乔木，証实了这些疏林过去曾經存在于某一地点。获得的材料，可以作为无花果、石榴、君迁子和某些其他亚热带植物在亚美尼亚扩大栽培的根据。

早在二十世紀的头25年内，在美国，就拟出了一种利用个别植物和植物群落作为土壤条件、特别是气候条件的指示者的值得注意的方法；这种方法叫做植物計方法(Livingston a. McLean, 1916; Clements a. Goldsmith, 1924; Weaver a. Crist, 1924; 等等)。植物計方法的理論基础如下：借助于仪器来研究气候和土壤因素，只能够提供个别因素或其总和的概念，而不能提供各个个别因素处于經常相互作用下的那种因素总体的概念。然而，自然界中并沒有孤立的因素，而恰恰有这样的因素复杂总体。活的植物本身或其群落，是某一生境的条件的最好反映。植物和群落就可以利用作为植物計(phytometer)。最简单的植物計是种植在試盆中的个别植株。放在試盆中或者直接移植在露地上的整个草丛，是較复杂的植物計。植物的产品被利用作

周围环境的尺度，此外，也要测定各种不同生境内的生长量、蒸腾和其他指标；就用这样的方法对各种不同的生境进行比較評定。我們將在地植物学中的實驗一章中較詳細地討論植物計方法。利用植被作为某种深藏矿物或岩石以及地下水的指示者，是一个特殊的部门。在专门討論这个值得注意和重要的問題的著作中，应当举出 C. B. 維克托罗夫(Викторов, 1955)的著作；这部著作是其他科学家和作者本人在苏联中亚細亚各个不同地区內进行观察的綜合报告。維克多罗夫指出，在进行地质研究和水文地质研究时，不但整个群落，而且个别植物种（但每一次都要在具体地区的条件下），都是良好的指示者。例如，在土尔克斯坦山脉的荒漠山麓地帶內，宽翼霸王(*Zygophyllum eurypteron*)的植株指示地下有石膏間层，矮櫻桃(*Prunus prostrata*)、有刺扁桃(*Amygdalus spinosissima*)和普罗草(*Perovskia scrophulariaeefolia*)指示石灰岩間层，而截形假木贼(*Anabasis truncata*)則指示砾岩中的泥灰岩間层。

C. B. 維克托罗夫警告，沒有一些植物或植物群落能够指示在任何地理条件下的一定岩石。他強調指出，同一些植物种的岩性特点和水文地质特点，在不同的自然帶和自然区内可能是不同的。这种限制也完全适用于土壤和气候的指示者。

在荒漠和半荒漠上，較喜湿的群落沿着不同岩石的接触綫分布的情况非常普遍，在这里，接触层的透水性通常具有差异，虽然是不显著的差异。該作者引述了 E. A. 沃斯托科娃(Востокова, 1953)在西哈薩克斯坦的观察。在上层比下层較为透水的那些接触綫上，出现了喜湿群聚的地帶，例如，由芨芨草(*Lasiagrostis splendens*)和芦葦(*Phragmites communis*)构成、并混有檉柳(*Tamarix*)和柳的植丛。还常常沿着构造破坏綫观察到特殊植被的綫状地段。

利用植被来寻找矿藏，也受到不少的注意。H. Г. 涅斯越泰洛夫(Несветайлов, 1955)提出了有关这个問題的现有文献的綜合报告。有一些植物，专门指示某些金属在土壤或岩石中的高含量；例如在欧洲，异极矿堇菜(*Viola calaminaria*)和异极矿薪冀(*Thlaspi calaminarium*)毫无錯誤地指示岩石富有鋅矿；而在蒙塔那州(美国)，则根据植物 *Erygonum ovalifolium* 的分布发现了銀矿。在利用地植物学方法来寻找某些金属时，植物灰分化学組成的研究具有很大意义。在通常的条件下，每一植物种或甚至每一植物属的灰分的化学組成是或多或少固定的。但在接近矿藏的地点，化学成分发生变化，因而指示某些金属的高含量。

1956年2月，在莫斯科举行了地植物学家和地质学家的會議；这次會議表明了地植物学方法在地质学和水文地质学的許許多野外調查中作为輔助方法的巨大帮助和經濟利益。曾經指出，在必須識別当地的很多地貌学、土壤、水文地质学和地质学的特点的时候，植被的指示特性也成功地被利用来判讀航空象片。此外，这次會議还討論了在进行地质研究时利用指示植物和指示群落的情形下常常发生的某些困难。并不永远能够确定充分明确的指示特征，这一点可以用植物周围环境的复杂性来解释，也可以用植物适应反应的多样性和有时难以觉察来解释。这次會議強調了这一方向的进一步工作的必要性。

## 第五节 生态替代(同等重要)生境和生态替代群落的問題

我們上面舉出一个例子,同一类的相似群落(同一个群丛組),即以燕麦草(*Arrhenatherum elatius*)占优势的草甸,可能出现在极其不同的土壤上:从粘壤土到砂壤土,甚至沼泽泥炭土。可是,这里所指的虽然是相近的群落,但不是相同的群落,就是說,所指的是属于一个群丛組,但不属于一个群丛的各个群落。这里发生一个問題:相同的群落能否存在于各种不同的土壤条件下?当然,我們所指的不是完全等同的群落(这样的群落显然在自然界中不存在,就象大概也沒有絕對等同的个体那样),而是彼此非常相似的群落;这些群落那么相似,以致可以认为它們属于一个群丛或甚至属于一个群丛变型(亚群丛、基群丛)。这个問題不止一次提出过,也在1954年巴黎举行的第八届国际植物学会議上特別討論着。法国植物学家勒梅(G. Lemée)在《植物社会学和土壤学》的报告中指出,例如,很多植物仅仅在土壤上层中生根,因此,这样的植物的群聚能够在下层极不相似的土壤上生存。勒梅还指出,随着气候条件的变化,植被比土壤变化得快些,而这一点就导致各种不同植物群落在相同土壤上出现的可能性。因此,勒梅作出結論:植被单位只能够作为高級土壤单位的指示者。例如,草原指示黑土,森林指示灰化土,等等。虽然較小的植被单位当然也与一定的土壤变型(变种)相符的,但按照勒梅的意见,要确定这种相符是相当困难和复杂的,因此,寻找这种相符不应当是我們的任务。

德国科学家吐克逊(R. Tüxen)在其报告中断定,对于在一个气候区范围内的小植被单位(群丛变型)來說,植被和土壤的相符是存在的。奥地利地植物学家和林学家艾欣格(Aichinger, 1949, 1951)发展了植被和土壤相互联系的值得注意的动态观念。他指出,虽然在不同的土壤上也有时可能出现相同的群落,但这些群落的将来不可能是相似的。在一些土壤条件下,植被的发育沿着一条道路进行,而在另一些土壤条件下則沿着与第一条不同的另一条道路进行;这两条道路的吻合(趋同)可能仅仅具有暂时的性质。A. II. 謝尼闊夫(Шенников, 1956 6)在分析艾欣格所引述的資料时指出,在一切情形下,所說的当然不是相同的群落,而仅仅是在不同土壤条件下形成的相似的群落。

整个說來,应当承认,在各种不同土壤条件下,不可能发育出完全相似的群落。如果群落的相似性的确是显著的,那末,认真的分析仍然表明,它們至少是一个群丛的不同变型。正是在这样的范围内,才能够解决替代(同等重要)生境的問題。各种生境仅仅在已知的范围内可能是同等重要的,它們符合于一个群丛組,很少符合于同一群丛,而永远不符合于同一个群丛变型。看来,只有勒梅所指出的情形才可能是例外:浅根植物的同一些群聚,可能在上层相同而下层不同的土壤上生存。可以举出高加索高山草甸的某些群丛,特別是群丛 *Bromus adjaricus*—*Polygonum carneum*—*Aster alpinus*,来作为例子。在帕姆巴克山脉(亚美尼亚共和国),这个群丛出现在极薄的土壤上,这种土壤在悬崖上形成,仅仅由一层构成,厚度大約20厘米,其下面是块状的安山玄武岩;这个群丛也出现在植物丛生的緩坡石质麓积物上,这里的

上层( $A_1$ )相似,下面在同样的深处已經不是块状的岩石,而是强烈破碎的第二层( $A_1C$ ),这个第二层在大約40厘米深处才过渡到块状岩。可是,认真比較表明,虽然这里出现的是一个群丛,但却是一些不同的群丛变型:例如,在第二种情形下,由于杂类草作用的减少, *Bromus adjaricus* 的多度稍微增大。

各种不同群落在或多或少相似的土壤和气候条件下形成的可能性,是問題的另一方面。这种情况已經頗为經常被观察到,这样的群落就叫做生态替代群落。这些群落的差异的原因,在于某些地点为植物所定居的不同历史,在于各种不同植物区系形成的不同一性。由于这一点,我們可以提到气候替代群丛或土壤替代群丛,如果在不同地区內分布的两个不同群丛标志着同一类型的气候或土壤的話。例如,北美洲和欧洲的某些草原群丛,指示极其相似的土壤和气候,但它们是由完全不同的植物种构成的。喀尔巴阡山、高加索以及甚至中亚細亚的山地云杉林群丛,在很多方面标志着相似的土壤条件,但它们是由云杉的各个不同种构成的。与云杉伴生的植物种,在这些群丛中部分是相同的,部分是不同的,但它们在属于某些生活型方面是相似的。

远东的偃松(*Pinus pumila*)植丛(图9)和欧洲的欧偃松(*Pinus mughus*)植丛,在土壤和气候方面是在頗大程度上替代的。这些植丛都分布于山区內的森林上界以上,具有匍匐生长的特征,很好地适应于厚的雪层,生长于强烈泥炭化的通常是薄的土壤上,其下层中富有苔蘚和地衣。可是,偃松植丛的生态幅稍微宽些:在有些地方,它们不但出现于山区內的高处,而且出现于低处,直到海岸;而欧偃松植丛则严格适应于山区条件。因此,只可以提到这两个群聚的部分生态替代性。

## 第六节 植物群落对土壤和气候的影响

植物群落对土壤和气候条件的依赖性,已經在上面的許許多例子中說明了。可是,植物群落不但蒙受外界环境的某些影响,而且本身也不断改变环境。这些变化不是永远可以觉察到的。在研究这些变化时,有时不能明确划清植物群落对土壤的影



图9 南老爷岭(远东区)的“云峰”  
在坡地上,是石质麓积物和阴暗矮生的偃松植丛。

响和它对气候的影响。例如,森林群落或其他群落造成阴暗,因而在某种程度上既改变土壤状况,又改变空气湿度,而空气湿度本身又影响到土壤上层蒸发和地面草本植物或苔藓的蒸发。然而,为了方法上的目的,仍然可以相对地把这些影响加以个别介绍。可以区分出植物群落对下列因素的影响:(1)太阳辐射,(2)土壤湿度,(3)土壤温度,(4)空气温度,(5)空气湿度,(6)降水,(7)风,(8)蒸发,(9)土壤化学组成和土壤物理构造。

## 一、对太阳辐射的影响

太阳射线落到植被上,部分地为植被所反射(主要是为叶所反射),部分地被吸收,而部分地透过。这时候,叶的颜色、叶的含水量、叶的致密度等等,起着很大的作用。叶的特征不但在数量上、而且在质量上影响植物群落内部的光的组成;太阳光谱的一些射线被吸收得较多,另一些射线被吸收得较少。在林荫下,有时观察到各个不同乔木树种树冠下草本层在组成上的差异,其原因之一可能就在这里。

根据 J. A. 伊凡诺夫(Иванов)的研究,在为植物所反射的辐射中,含有很少在生理上有效的射线,就是说,含有很少能引起光合作用的射线(红黄射线和蓝紫射线)。例如,落在草本植物上的全部太阳射线,平均有 25% 为草本植物所反射,其中大约仅有 4% 属于生理辐射。櫟树群反射太阳射线的 18%,其中仅仅 5% 是生理射线。至于透过叶子的太阳射线,则根据 H. H. 马卡列夫斯基(Макаревский)的资料,这些射线不超过 20—30%,而且最能透过叶子的,是最长波的射线,即红射线和红外线,其次为黄绿射线。从这些数字可以看出,在稠密的林冠下,生理有效的辐射是多么少。可是,必须注意到,在林冠下,我们有两类的辐射:直射和漫射。直射辐射是没有被反射和没有透过植物部分,而以闪光的形式经过森林空隙透入林冠下的辐射。在直射辐射中,太阳射线的光谱成分保持不变,就是说,保持完整的光谱成分,但光强度当然减弱。漫射辐射是由经过位于天顶附近的空隙透入林冠下的光以及为植物所反射和透过植物叶子的光构成的。此外,一部分太阳射线并不落在植物上,而是落在其他表面:裸露土壤,石块等等。如果这些表面能够反射一定部分的辐射,那末,这样的反射光后来落在植物上的时候能够重新为植物所反射。J. C. 贝尔格(Берг)举出一个例子:在森林中为雪所反射的辐射,使树干加温,而树干本身在散热时,使树干基部的雪融化。结果在树干基部附近的雪层中出现大家知道的漏斗;如果晴朗的严寒天气保持一定的时间,那末,这些漏斗很容易观察到。雪融而露出的这些地点,显然能够促使春季草本植物在树干附近较早发芽。不过, B. P. 威廉斯(1939)对这个现象作了较详尽的分析。他指出,如果漏斗形成的原因仅仅是热从树干的辐射,那末,漏斗对于树干来说应当是偏心的,就像我们在木柱或死树干周围看到的那样。但是,活树干永远处于漏斗的中心;威廉斯用下面的话对这一点作了解释:“在春初,树冠和树干在白昼变暖;在整个昼夜的期间内,所吸收的热容易向下传导到树干的基部,因为活的潮湿的乔木是良好的导热体。在这里,热能不断消耗于使土壤变暖,并且借助于热辐射的方式使树干周围的雪融解”(《土壤学》,中译本,高等教育出版社,第 58 页;江

## 二、对土壤湿度的影响

植被对土壤湿度的影响非常复杂。在这一方面,森林植被被研究得較詳細。我們在威廉斯的著作中找到詳尽的資料。他首先指出:在森林中,春初当树干周围显露出一圈土壤以前很久的时候,“我們就已經在乔木的一切粗根的周围发现融解的土壤;由于这一点,春季的水能够透入融解的森林土和疏松的残落物层中。因此,全部的春季水分都渗入森林残落物中,并且部分地渗入融解的森林土中”(同上页)。

正象威廉斯所指出的,森林残落物的意义更大,森林残落物是由脱落的叶、針叶、枝和皮层构成的,它是一层疏松的死有机物质。这一层除了疏松性以外,还具有頗大的弹性,因为残落物的主要部分是由死枝构成的。按照威廉斯的意见,这一切枝条的 90% 是春季在乔木上形成的,并在当年夏季死亡。枝条的弹性木材在残落物中聚积着,因而使残落物具有頗大的弹性。威廉斯写道:“由于其各个組成部分这样有弹性地和疏松地排列,森林残落物层兼有了两种互不相容的特性。它具有最高表现的持水性,同时也具有最高表现的透过性”(同上页)。在森林残落物中,水分因而以毛管水的状态存在着,也以滴液态水的状态存在着;由于这样的結合,同时存在着两类的水分状况。

森林残落物的透过性非常大,以致“任何能够想象到的数量的雨水或雪水,都透入残落物内部”。威廉斯指出,因此,“在森林残落物覆盖着的地面上,不可能形成急速的坡流。森林群聚甚至在陡峭的山坡上也发生保护性影响,这就是由于上述特性的緣故。只有森林才能够防止侵蝕,就是說,才能防止山坡土壤的沟蝕和片蝕”(同上页)。从威廉斯的这个指示,我們可以看出,森林在山坡上的保护作用,与其說是由于土壤为树根所固定,不如說是由于大量吸收水分的森林残落物防止了土壤沟蝕。贴近土壤的那一层残落物是最老的一层,叫做森林残落物底部 (лесный войлок), 它是由已經在頗大程度上分解的有机残体构成的,它几乎丧失弹性,排列成較密实的物体,并且同真菌的无数菌絲彼此发生联系。水分在森林残落物底部的水平运动,发生得极慢;因此,頗大部分的水有可能进入位于森林残落物底部下面的土壤,并聚积在土壤中。

在平坦或不大傾斜的地点,森林对地下水位的影响的問題具有很大意义。Г.Н.維索茨基和 II. B. 奥托茨基在十九世紀末期和二十世紀初期內的研究,使他們作出結論:同耕地或林隙地比較起来,森林吸干土壤,降低地下水位 (Высокий, 1938)。Г. Н. 維索茨基把大安納多里的森林下面和林隙地下面的地下水位在 1901—1902 年期間內的变化加以比較;他发现,1901 年春季,这两个地段的地下水位是相同的,从 5 月末到 6 月初,地下水位开始降低,森林下面的地下水位降低得較快。在 9 月初,森林下面的水开始升高,但新的干燥日期又使水位降低;直到 9 月下旬,从落叶开始,水位才开始新的上升,重新使两个地段的水位在冬季和 1902 年春季期間內保持均等。此后,又开始新的分歧。甚至森林下的地下水的暫时上升,Г. Н. 維索茨基也用

在“冒水低地”(выпотная низина)上进行的观察来解释。整个說來，維索茨基作出結論，森林加强土壤水分的消耗，而相反地，森林的采伐引起土壤湿度的提高，仅仅除了土壤最上层以外。維索茨基也引述 Г. Ф. 莫罗佐夫在森林草原带南部的希坡夫森林中的观察；根据这些观察，1899 年从 4 月到 10 月，森林下和采伐区下的底土湿度，仅仅在 6 月相等，而在观察的其余期間內，森林下的底土湿度比采伐区下小些，相差的百分率如下：4 月是 0.1%，5 月是 0.2%，7 月是 4.4%，8 月是 5.1%，9 月是 5.4%，10 月是 6.2%。

可是，全苏林业科学研究所(ВНИИЛХ)的新資料，沒有証实維索茨基关于森林耗干平原的結論。这个研究所的研究人員 В. И. 魯特科夫斯基(Рутковский, 1954)指出：无论 是 Г. Н. 維索茨基和 П. В. 奥托茨基，都是在长期干旱时期內进行自己的基本研究工作的；这一点使他們作出結論，认为森林下的地下水位降低。而实际上，地下水位大大决定于天气条件。在潮湿时期內，森林下的地下水位比在田地上上升得高些，而在干燥年份內則下降得低些。但是，当在干旱后出现多雨天气时，森林中的土壤比在开闊地点上吸收多得多的水分。

也应当指出，低的地下水位肯定未必同森林土壤中的水分不足有联系。关于这一点，我們附带提一下，森林下的土壤中的水分在潮湿天气条件下的大量聚积，引起了下面的情况：水分后来在干燥时期內的大量消耗(由于直接蒸发和蒸騰)，虽然也造成土壤中显著的水分亏缺，但却緩和大气干燥程度，因而降低相邻开闊地点的干燥程度。这样一来，我們可以作出結論，森林的一般水文作用，不应当单独根据它对土壤湿度的影响来評价，而应当根据它对土壤中和空气中的水分状况的影响来評价。那时候，我們将更加显然地看出，森林的意义不是干燥作用，而是水分調节作用。关于这个問題，我們将在下面討論直接蒸发和蒸騰一节中再討論。

同无林地段比較起来，森林减少流失；而这一点本身又影响到直接在森林下和在森林附近的开闊地点上的地下水位的上升。

根据 Г. А. 哈利托諾夫 (Харитонов, 1949) 1938—1941 年在上述希坡夫森林地区內进行的研究，在冬季的回暖解冻时期內，田地上的流失达每公頃 10.3 吨，而森林中的流失总共是每公頃 2.4 吨。这个科学家举出了 Г. Ф. 巴索夫在卡门草原 (沃罗涅日州)的研究，在这里，在总共只占农业面积 6% 的林带存在的情形下，流失只占雪水的 31%，而在无林地段上，雪水流失 54%。由于这一点，在卡门草原上林带存在的 50 年內，地下水位上升 1.7 米。

### 三、对土壤温度的影响

Л. С. 贝尔格举出了某些科学家(В. Н. 奥波連斯基、9. 洛斯喀等人)的极其值得注意的資料，証明草甸下和草原下的土壤热状况的差异。他們发现，草甸下的土壤在夏季比裸露土壤冷些，而相反地，草原下的土壤則暖些。

植被保雪和积雪的能力，对土壤温度状况有显著影响。不同的群落型的这种能力是不同的。关于土壤由于活的树干和树冠而保温的情况，上面已經指出了。无疑

的，草本植物也借助于自己的根和地下枝的直接热幅射而使土壤保温。

Д. П. 布爾納茨基、И. К. 維諾庫罗娃等人(Бурнацкий, Винокурова и др., 1952)报导了关于在开闢草原上和在中央黑土带道庫恰耶夫耕作研究所(卡门草原)范围内的森林带附近(森林带之間)的地段上的土壤温度状况的值得注意的資料。曾經发现，在森林带之間的田地上和在开闢草原上的 20 厘米深处的土壤的温度对比，在营养期内发生变化。在春季，森林带之間的土壤的温度，比在开闢草原上高些，而相反地，在夏初，开闢草原具有較高的土壤温度。在 50 厘米深处和更深处，在夏季，林带間地段上比开闢草原上观察到更强烈的保温。林带間田地土壤热状况的上述特点，对农作物极为有利。

#### 四、对空气温度的影响

А. П. 托利斯基(Толеский, 1918)在布祖卢克松林(契卡洛夫州)的六年观察表明，森林中比附近的林隙地上較为寒冷，全年平均空气温度相差  $0.5^{\circ}$ 。此外，曾經查明，森林中的年温幅比在林隙地上小些。森林中的昼夜温幅也小些。

А. И. 帕列切克(Палечек, 1927—1928)在三个夏季日子內对彼尔米市近郊的柳树丛中和草甸上的气温进行了比較研究，也获得了与上述相似的結果。温度是每天从 11 点到 19 点之間每隔 30 分钟测定一次的。他在一切情形下都在离土壤表面 13 厘米高处进行测定，而且无论在柳树丛中和在草甸上都在草本植被内部进行测定。結果发现，在柳树丛中，平均温度永远比在草甸上低些：7 月 25 日低  $0.2^{\circ}$ ，7 月 26 日低  $1.5^{\circ}$ ，7 月 31 日低  $2^{\circ}$ ，而在柳树丛中的平均温幅仅仅是草甸上的  $5/6$ 。

这样看来，森林緩和气温变化的有利特性，是同森林内部的平均温度比开闢地点上稍微降低結合起来的。此外，林墙起着挡风墙的作用，阻止地面冷气流的运动。因此，在林緣附近，可能在一定条件下发生冻裂。Г. Н. 維索茨基(Высоцкий, 1938)注意到，最剧烈的冻裂隙是在林隙地低洼地点上形成的，这些林隙地虽然不受风的袭击，但却是地面降温层局部气流所能抵达的。

С. И. 柯斯津(Костин, 1954)指出：根据森林草原带(沃罗涅日州)中央部分 5—9 月期間內平均气温分布图，可以看出，在整片森林的那些地区內，似乎出现一些低温島。此外，还清楚看出，“森林草原帶內的整片森林，不但降低它們所占据的地段上的气温，而且降低它們附近的地域內的气温”(第 133 页)。

#### 五、对空气湿度的影响

在 Д. П. 布爾納茨基及其合著者的上述著作中，曾經研究了道庫恰耶夫研究所的地段上的护田林带对空气湿度的影响。曾經发现，在林带間地段上，空气最低相对湿度在个别昼夜期間內比开闢草原上高达 10%。此外，还表明，有植被的田地上的空气湿度，比休闲地上高些；按照該作者的意见，这一点說明空气湿度由于植物蒸騰而增高。

## 六、对降水的影响

应当区分出：(1) 各种不同植被类型阻留降水的能力，(2) 各种不同植被类型对雨云形成的影响。曾经发现，森林中的雨量计比开阔地点上的雨量计提供较高的降水数字。可是，某些科学家指出，降水量的这种增加是似是而非的，因为在风力较弱的林隙地上，降水，特别是雪，没有象在田地上那样强烈地从雨量计中吹出来。

T. A. 哈利托諾夫 (Харитонов, 1949) 报导：根据 A. B. 施普岑斯基在沃罗涅日州卡门草原上的研究，曾经确定，落在森林上的降水比落在田地上多 26—35 毫米。Г. Н. 維索茨基、Н. С. 涅斯捷罗夫 (Нестеров)、И. И. 卡薩特金 (Касаткин) 和很多其他科学家都写了论文，讨论森林对降水量增加的影响。

根据 С. И. 柯斯津 (Костин, 1954) 的资料，在沃罗涅日州的赫列諾沃耶森林、乌斯曼森林和希坡夫森林的地区内以及唐波夫州的茨那森林的地区内，发现一些多雨区斑点。赫列諾沃耶松林提供特别可靠的材料；在那里，早在十九世纪末期，B. B. 道庫恰耶夫就建立了雨量站网，草原上有四个站，松林中和林缘有六个站。这些站的资料表明，从 5 月到 9 月，落在森林上的降水比落在无林地区上多 10—12%。乌斯曼森林也获得了类似的数字 (12%)。柯斯津举出了森林地段上降水量增加的两个因素。第一是高的空气湿度和低的空气温度，第二是所谓乱流。乱流是由于下面的情况引起的：运动的气团，在其路线上在开阔地点中间遇到森林，就从一切方向，包括从上面绕过森林而继续流动。但是，因为林冠的上表面是不平坦的 (由于树木高度不同、林隙地的存在等等)，所以气团绕过林冠上表面而流动时，形成无数的小涡流。这就是乱流；它导致水蒸气的额外凝结以及导致降水的某种再分配。该作者报导，希坡夫森林和卡门草原的林带上的气团上升和乱流增加，已经在 1950—1951 年为借助于特殊装备的飞机而工作的地球物理总观象台考察队的调查所证实。

森林对大气降水的产生所起的影响，大概同森林阻留降水的作用有密切的联系。树冠阻留大部分降水，然后在蒸发时使它们回到大气中。林冠阻留降水的固定观察，早在 1906 年就由 Н. С. 涅斯捷罗夫 (Нестеров) 教授在彼得罗夫 (现在改名季米里亚捷夫) 农学院的试验林场内开始进行，并继续不断地进行到 1941 年；而在 1926 年后，这些观察改由 Г. Р. 艾丁耿 (Эйтинген) 教授领导，一切资料就由后者整理。这些观察在属于不同林分型的四个森林地段上进行，每一林分型中建立五个雨量计。多年资料的比较表明，成熟樟林的林冠阻留最少的降水，松林阻留得稍微多些，纯云杉林林冠阻留得最多。中等年龄的稠密云杉林在其树冠上全年平均阻留的降水，等于落在开阔地点上的降水的三分之一 (32%)。在冬季，云杉林林冠平均阻留降水的 16%，春季、夏季和秋季阻留 31—38%。可是，由于降水强度的不同，观察到颇大的变动。非极微雨为树冠全部吸收。微雨为云杉林林冠阻留 60% 以上，几乎没有抵达土壤。

森林上的降水量的增加，也可以用树木起着障碍物作用来解释。在山区内，当云穿过森林而运动时，树木的枝叶妨碍云的运动。由于这一点的结果，云成为下述的状态：水分不能在空气中保持悬浮状态，而降落在树叶或树枝上成为露、霜滴或霜晶，

因而为森林所截住，就象在河水流速减慢时从水流中沉淀下来的河流冲积物那样。

至于草本植被对增加降水的影响，则这一方面还没有详尽的资料；但必须认为，这种影响比森林的影响小得多。然而，各种不同草本群落对阻留降水的影响非常大，而在这里，降水本身的状态（雨、露、雪、霜等等）也具有特殊的意义。

## 七、对风的影响

森林群落对风力的影响特别大。根据 B. A. 波德罗夫（Бодров, 1950）的资料，1946年在赫尔松州根尼契斯克区帕尔季贊斯克試驗场內，为森林带保护着的田地上的整片冬小麦，完全保存下来，而沒有受到保护的冬小麦則有 50—90% 受到尘暴的損害。

天然森林和人工林带的防风作用，决定于它们的密度和构造。Г. Н. 維索茨基在上述专门討論森林的水文学影响和气象学影响的总结性著作中（1938），詳細解释了森林对空气运动的影响的机制。气流透入森林内部的时候，遇到树干和树冠的阻力。这种阻力使气流速度减慢。后起的新气流遇到已經减速的气流的抵抗，本身也减慢速度。因此，气流在尚未抵达林緣时就减慢速度。其次，維索茨基注意到，树群越密，气流就越少进入森林深处。此外，林緣密度也影响到气流进入森林深处。如果林緣是密闭的，就是說，是为稠密而高大的灌木保护着的，或者如果树木（例如云杉）的枝伸到地面，那末，风透入森林的程度就比在林緣敞开的情形下小些。因此，如果林緣非常密闭，而且向下伸，那末，风的流动就不大被分散。气流繞过林冠，先上升，然后在林冠上飘蕩，最后稍微松弛，就重新向下流到背风面。維索茨基指出，这样的林緣对附近的田地外围的影响，显然是不大的，这一点与高的和透气的（透风的）林緣相反，后一种林緣使地面气流大大消散。这一点在最近几年的防护林营造的实践中得到完全証实。

现在，可以区分出三种基本的林带构造类型：不透风的，半透风的，透风的。不透风的林带（непродуваемая полоса）的特点从維索茨基的上述资料可以清楚地看出来。至于半透风林带（ажурная полоса），則它們具有一些能穿透的小間隙，这些間隙从上到下或多或少均匀分布着。中等强度的气流穿透这样的林带时，沒有改变自己的基本方向。最后，透风林带（продуваемая полоса）具有大的能穿透的間隙，常常既沒有下木，也沒有幼齡乔木（幼树）。Г. И. 马佳金（Матякин, 1952）在《护田林带和小气候》一书中指出，尽可能多层的半透风林带是最好的；这本书简要叙述了旧的资料以及主要是全苏农学森林改良科学研究所（ВНИАЛМИ）的最新研究。此外，該作者警告人們不要热衷于宽的护田林带（40—60 米宽），因为这样的林带首先从經濟方面來說是不合算的，它要求很多的劳动和资金，而且要废弃大面积的耕地。重要的与其說是林带的宽度，不如說是它的正确构造。因此，应当采用宽为 10—20 米的护田林带。我們附带提一下，这里所指的只是集体农庄和国营农场的护田林带，至于意义較大的林带可以宽些。

苏联科学家 C. B. 佐恩（Зонн, 1959）关于中国南部热带雨林的防风作用的观察，

是值得注意的。虽然这里的乔木大多具有不深的和不很大的根系，但热带雨林具有很大的抗风作用。这一点可以用树群的异常密度、与乔木交织的藤本植物的多度、树冠的巨大郁闭度和密度来解释。因此，甚至极强大的飓风，在达到这样密的林墙时，也丧失自己的速度；风似乎从树冠上表面滑过去，而不能使乔木强烈摆动。

## 八、对蒸发的影响。植被的蒸腾

植物群聚对蒸发(蒸发能力)的影响，首先应当认为是植被对风、空气温度和空气湿度的作用的結果。Г. М. 杜明(Тумин, 1926)引述了在防护林带影响下蒸发变化的观察結果。这些观察是在卡门草原試驗站(即现在的道庫恰耶夫中央黑土带耕作研究所)进行的。当时发现，在温暖的时期內，造林面积占17%的森林带之間的地段上的蒸发，同开阔地点比較起来，平均减少39%。

В. А. 波德罗夫(Бодров, 1950)引述了全苏农学森林土壤改良科学研究所及其所属的一些地方机构的研究人員所获得的一些非常典型的結果。例如，在罗斯塔舍夫斯克地段的一块由森林带围绕着的以平方公里計算的地面上，研究了蒸发由于与森林带距离不同而引起的变化(表1)。

表1 与森林带距离不同的地点的水分蒸发。蒸发的数据在第1行中以  
立方厘米为单位，在第2行中是百分数  
(引自 В. А. Бодров, 1950)

地面 高度 (厘米)	不同距离(米)处的蒸发											
	1,000 以上	10	50	100	200	350	500	650	800	900	950	990
背 风 面												向 风 面
50	35.9	24.2	24.7	27.9	30.9	32.5	33.2	33.6	33.7	33.6	33.6	31.7
	100	67	69	79	86	91	93	94	94	94	94	88
0	30.7	21.3	21.5	24.1	26.5	27.9	28.1	28.5	28.8	28.2	28.0	26.9
	100	69	70	79	86	91	92	93	94	92	91	87

从表1中可以看出：在森林带的影响下，无论在地面和在50厘米高处，蒸发都减少了。这些数字还表明，整个以平方公里計算的地面都在某种程度上受到森林带的影响，而且，在距离200—250米以下的地方，这种影响最为强烈。

不应当把直接蒸发(或蒸发)同蒸腾性蒸发(或蒸腾)混淆起来。直接蒸发是物理过程，而蒸腾是非常复杂的生理过程。虽然植物的蒸腾也决定于那些决定直接物理蒸发的因素，就是說，决定于风以及空气和土壤的温度和湿度，但是此外，植物的蒸腾还决定于植物的生理状态。因此，仅仅根据蒸发計中的水分减少而测定的直接蒸发，是不能判断蒸腾的。

Л. А. 伊凡諾夫(1956)举出了关于直接蒸发和蒸腾之間的对比之非常重要和值得注意的資料。这些材料是苏联科学院林业研究所和其他机关在草原带南部以及在森林草原带和混交林及針叶林亚带內的研究中获得的。此外，人們还利用了根据河

流域中的降水和流失的多年观察而編制的水文图(Троицкий, 1948)。正象該作者所解释的,森林的全部水分消耗包括下面几个部分: (1)树群的蒸騰, (2)为树冠所阻留的降水的蒸发, (3)土壤或森林残落物的蒸发, (4)草本植被的蒸騰。該作者附帶說明, 最后这两部分, 就是說, 土壤的蒸发和草本植被的蒸騰, 未必能观测得非常充分和准确; 但在利用 Г. Н. 維索茨基的“平衡法”(балансный метод)时, 这一点是不需要的, 因为这些数值都归入土壤水分的消耗。伊凡諾夫指出森林的全部水分消耗和該森林中的表面总蒸发之間的巨大分歧。在草原帶內, 森林的全部水分消耗比总蒸发少得多(少 22—33%), 而在森林草原帶內, 这种差异已經减少到 8—10%; 然而, 在森林帶內, 森林的全部水分消耗, 在混交林亚帶內已經比总蒸发多 7—16%, 而在針叶林亚帶內則多 38—47%。这些分歧基本上是由于下面的原因造成的: 在草原帶內, 森林树群比在森林帶內蒸騰得少得多, 相反地, 这些森林中的表面总蒸发, 在草原帶內較多, 而在森林帶內較少。虽然在草原帶內, 空气的温度和湿度条件促成更强烈的蒸发, 但那里的树群的蒸騰却比在森林帶內少些; 要怎样解释这种现象呢? Л. А. 伊凡諾夫及其同事們(Иванов и др., 1952) 研究了很多乔木树种在下列两个地点的蒸騰: 在捷尔庫里(草原帶), 在莫斯科附近(混交林亚帶)。两种情形下都采用同一些乔木树种。从上午 6 点到 20 点, 每隔一小时测定三分钟內的蒸騰强度, 并作了三次重复。同时, 每次都测定空气温度、空气湿度、风力和照度(根据云量和太阳圓面遮盖度)。当时发现, 在捷尔庫里, 一切供試树种的蒸騰强度都比在莫斯科附近小得多。Л. А. 伊凡諾夫用在水分缺乏条件下表现的蒸騰节省(экономность транспирации)来解释这种現象。

各个不同树种的蒸騰节省大大不同, 而且决定于土壤湿度。在地下水較高的情形下以及在人工灌水的情形下, 很多树种的蒸騰节省减少了。虽然空气湿度、温度和照度对蒸騰发生影响, 但土壤水分的缺乏是在草原帶的条件下限制蒸騰的主要因素。正象 Л. А. 伊凡諾夫指出的, 这一点可以用 К. А. 季米里亚捷夫的下列著名論点来解释: 植物自动地把原来是斗争对象的那些力的作用轉变为对自己有利。在伊凡諾夫及其同事們的上述著作中(Иванов и др., 1952), 指出: “因为捷尔庫里的土壤水分不足, 所以乔木树种的蒸騰强度由于气象因素的影响而加强, 只能达到一定的范围。每一个加强蒸发的因素, 在这个范围内自动地引起植物对这种影响的抵抗”(第 58 页, 着重点是我們加上的, ——雅罗森科注)。例如, 空气温度的升高, 能加速水分支出, 但超过一定的范围时, 就开始自动地减慢蒸騰, 因为一部分水分在物质交换时变成束縛水的状态, 这样就降低蒸气压, 因而降低蒸騰。既然温度过高会减慢蒸騰, 所以其他与温度过高有間接联系的因素, 例如空气干燥程度和照度, 在增高超出一定的范围时, 也以类似的方式发生影响。

考慮到这一切, Л. А. 伊凡諾夫作出极其重要的結論: “森林在草原上的面积的增加, 不会象 Г. Н. 維索茨基所推測的那样, 使草原干燥, 而是相反地, 使水分消耗較为节省和均匀, 同时, 也对草原上的水分状况和大田作物产量发生有利的影响”(第 64 页)。至于森林帶, 則相反地, 那里的森林, 特別是阴暗針叶林, 起着干燥的作用, 因

此,北方云杉林的面积的縮減,在平原条件下可能引起现有沼泽的扩大以及新沼泽的产生。

在 Л. А. 伊凡諾夫及其学派的研究涉及乔木树种和由它們构成的森林群落的蒸騰的同时,И. Г. 贝德曼在很多年内进行了荒漠和草原的群落中的蒸騰的研究。根据蒸騰强度,就是說,根据植物每单位时间每单位重量的水分消耗数值,贝德曼(Бедман,1956)为諾盖草原(北高加索)的植物提出了下列的分类。

1. 草原种,生根不深,根因而不能达到很深(8—9米深)的地下水,蒸騰在5月最强,从6月到9月逐渐减弱(*Stipa capillata*, *Festuca sulcata*, *Agropyrum sibiricum*)。

### 2. 半荒漠和荒漠种:

(甲) 生根不深的旱生植物,根不能达到位于4—5米深处的地下水,蒸騰在6月最强,接近9月时减弱(*Artemisia taurica*, *Agropyrum desertorum*);

(乙) 盐生植物,根有时达到位于3—4米深处的盐渍地下水,象草原种那样,蒸騰在5月最强,而接近9月时减弱(*Salsola laricina*, *S. dendroides*, *S. crassa*, *Kochia prostrata*, *Petrosimonia triandra*)。

### 3. 草甸、草甸沼泽和草甸盐土种:

(甲) 草甸和草甸沼泽植物,整个季节都得到水分保証,比上述的种蒸騰得多些,但蒸騰强度随着土壤中有无可利用水分而发生变化(*Carex melanostachya*, *Phragmites communis*, *Alopecurus ventricosus* 等等);

(乙) 草甸盐土植物,也得到水分保証,但得到的水分頗为盐渍化,蒸騰很强,而且也决定于有无水分保証(*Atropis distans*, *Limonium scoparium*, *Artemisia salina*)。

4. 乔木、灌木、半灌木和深根多年生草本植物,根达到很深的地下水。蒸騰非常强,在夏季中期更强(*Tamarix ramosissima*, *Alhagi pseudoalhagi*, *Medicago coerulea*, *Populus nigra*)。

И. Г. 贝德曼指出,蒸騰的水分消耗决定于两个因素:蒸騰强度和植物制造的物质的数量。因此,个别植物种的水分的季节性消耗,并不完全符合于蒸騰强度的变化。此外,蒸騰强度决定于根能够利用水分的程度,决定于土壤溶液的浓度和空气温度。群落的水分消耗也决定于这一切因素;群落的水分消耗是由可能属于不同水分营养类型的各个不同植物种的水分消耗构成的。羊茅-硬麦-针茅群落、碱蓬-蒿类群落和其他草原、半荒漠和荒漠群聚,表现出不多的蒸騰水分消耗。这些群落的蒸騰水分消耗,在五个月内总共是70.5—155毫米。草甸、草甸沼泽和草甸盐土植物群落的水分消耗大得多(410—643毫米),柳柳和黑杨群落消耗得更多(572—1,143毫米)。贝德曼的研究还表明,蒸騰的水分消耗和地下水位的变化,不是具有单方面的依存性,而是具有相互的依存性。不仅蒸騰强度决定于地下水位,而且也常常相反。如果地下水的来源少于它的消耗,那末,随着蒸騰的加强,地下水位降低。蒸騰越少,地下水就越接近地面。此外,蒸騰强度随着盐浓度的增加而减小,地下水位深度因而也是如

此。贝德曼由此作出結論：“地下水和土壤水的水分盐分状况是同蒸騰的水分消耗有密切联系的，不可把它們彼此割裂来单独研究，因为这样可能导致对自然规律的不正确理解”（第 219 页）。

## 九、植物群落对整个气候的影响

这种影响是經常发生的，而且常常是显著的。在威廉斯（1939）的著作中我們可以找到有关这方面的指示；他写道：“由土壤环境条件所决定的高等植物群聚，逐渐在环境中积累变化，这些变化就导致植物群聚本身的演替。

“在大气中，植物群聚也必然引起类似的变化；这种情况很久以来就用植物群聚的‘小气候’这一靜止的概念来表示。小气候因素借助于累积的方式也必然引起气候的变化”\*。威廉斯还指出：“植物群聚对气候的主要影响决定于它們对土壤水分状况的影响”（同上页）。后来又說：“植物群系本身在其定居的环境中积累着一些特性，这些特性按照辯証法必然引起环境条件的变化”（同上书，高等教育出版社，第 176 页，江苏人民出版社，第 218 页）。

威廉斯強調指出，以靜止的观点来理解土壤气候带，显然是不够的。不但某一帶的土壤特征，而且它的气候特征，也在植被的影响下不断发生变化，而植被的变化本身也决定于土壤气候因素。

还必须注意到：除了造林以外，耕地上的土壤结构由于采用正确农业技术（其中包括采用草田輪作）而产生的改良，也大大改良了干旱地区的气候。结构性土壤是水分状况的良好調節者：它們很好地保持水分，大大限制水分的流失。

天然飼料地段利用的整頓，以及放牧场和割草场的改良，也具有巨大的意义。威廉斯指出，不但森林植被，而且草本植被，也强烈地影响气候；I. K. 帕却斯基也指出，草原带的干燥在很大程度上决定于掠夺式的、无节制的放牧。

植被对整个气候的影响的問題，现在仍然研究得不充分。虽然很多科学家正在研究自然带移位的现象（这一点我們将在下面第 229—235 页中詳細討論），但肯定仍然未必可以确定，这些过程在何处是受到植被的影响，在何处是决定于不受植被影响的那些大气变化。此外，植被对气候的影响本身也具有两个方面：第一，那些不决定于人类活动的植被变化对气候的影响，第二，那些由人类引起的植被变化对气候的影响。

例如，在北半球的南半部，观察到气候大陆性在近几百年来的某种加强，而且，在这个过程中起作用的，既有很少被研究的与变暖有关的宇宙原因，也有人类的活动，而首先是森林采伐、耕种和放牧。

在解决这个問題时，禁伐区具有很大意义，因为在禁伐区内，可以以最好的方式直接研究不受到人类活动影响的自然过程。无疑的，这些自然过程的知識，将帮助我們更有信心地按照我們的愿望来改造大自然。禁伐区的巨大国民經濟意义就在这里。

\* 威廉斯著：《土壤學》，高等教育出版社，第 139 页；江苏人民出版社，第 170 页。——譯者注

苏联正在进行的开垦生荒地和熟荒地的工作，以及加强利用苏联东部和东北部地区內的森林資源的工作，应当与扩大禁伐区网的工作同时进行。自然資源的利用和大自然的保护，应当不是彼此排斥，而是并行发展。

## 十、植物群落对整个土壤的影响

每一个高級植被类型都有自己的特殊的土类。例如，草原有黑土和栗土；森林有灰化土、灰壤、灰色森林土、棕色森林土和某些其他土类；半荒漠有淡栗土和棕土；荒漠有棕土和灰漠土；高位山地草甸有山地草甸土，等等。这一切的土类在很多特征方面都是彼此有区别的。例如，土壤上层的核状結構是灰色森林土的特征，这种核状結構是草原土和草甸土都沒有的。黑土的特征是上层的粒状結構、显著的土壤厚度、下层中常有的所謂眼状石灰斑的坚硬碳酸鈣侵入体，等等。就微生物区系和化学組成來說，各个土类也彼此有很大的区别。

威廉斯描述了植物群落的各个基本类型在土壤形成过程中的作用的最主要特点；他区分出統一土壤形成过程的三个基本时期：灰化时期（在森林植被下），生草时期（又分为草甸阶段和沼泽阶段），草原时期。此外，威廉斯的著作中，还有关于某些群落对土壤的一些个别的局部影响之无数报导。例如，威廉斯指出，在草甸群落中，多年生豆科植物具有在自己軀体内积累鈣的能力，使土壤增加含鈣量，这一点使各个土粒粘固成坚固的小团粒，因而使土壤获得稳定性。另一方面，有須根系的禾本科植物，使整个耕作层的土壤大大疏松，保証土壤不是形成大团粒结构，而是形成小团粒结构。此外，在多年生的生草丛下面，土壤中在某种程度上造成嫌气过程，这一点促使未完全分解的腐殖质在土壤中聚积得越来越多，促使死有机物质貯藏的形成。在苏联欧洲部分北半部的条件下，这种情况随着时间的演进可能造成土壤的泥炭化，并引起在自然环境內常常发生的、草甸为沼泽所演替的过程。可是，在草田輪作中，草甸植被暂时只占据着一个或几个輪作区，嫌气过程不致强烈发生，因为牧草区过了一定时间就要翻耕。牧草区土壤中聚积的一定数量的未完全分解的腐殖质，連同多年生的豆科植物和禾本科植物所造成的小团粒结构，就在几年內使这块地段的土壤获得高度的肥力；此外，在翻耕的条件下，好气过程已經开始在土壤中占优势，这一点也保証該土壤获得高度的肥力。

现在，特别是在苏联，关于植被影响土壤的各种不同問題，已經积累了丰富的文献。

苏联科学院森林研究所（C. B. 佐恩、A. Я. 奥尔洛夫、B. H. 米娜等人）就森林群落对土壤的影响进行了一些极其值得注意的研究。

例如，在高加索西北部的山区內，常常遇到由东方云杉（*Picea orientalis*）和高加索冷杉（*Abies nordmanniana*）构成的混交的同龄树群。由高加索冷杉和东方山毛櫟（*Fagus orientalis*）构成的混交同龄树群，也是常见的；而山毛櫟和云杉的同龄混交树群則完全不是典型的。这一点可以这样来解释：根据 C. B. 佐恩（30頁，1950）的資料，冷杉和云杉在其对土壤的影响方面是相互补充的，冷杉和山毛櫟在頗大程度上

也是如此。例如，同冷杉比較起来，云杉从土壤中吸取多得多的鈣和少得多的鐵（也可能吸取少得多的鋁）。云杉針叶构成的残落物，分解得緩慢，因此，从土壤中吸取的鈣的貯量来不及补充。然而，冷杉残落物矿质化則迅速得多。因此，在云杉林下，土壤呈现酸性反应，并强烈灰化；而在冷杉林下，土壤呈现中性或弱酸性反应，并在表层內大量聚积鈣。在云杉林下形成灰化土，而在冷杉林下则形成典型的棕色森林土。至于山毛櫟，則它在其对土壤化学机制的影响方面，占着云杉和冷杉之間的居間地位。

一般說来，森林研究所森林土壤研究室的研究，在研究森林对土壤灰化作用的影响方面，作了很多新的工作。曾經发现，同一个树种的树群对土壤的影响，可能由于土壤本身的特征不同而完全不同。例如，云杉树群在很多情形下引起灰化作用，促进灰分元素的淋溶。但是，正象 C. B. 佐恩（1955）所报导的，И. М. 罗札諾娃在奥尔洛夫州莫霍沃耶特区內的研究表明，淋溶黑土上生长的云杉树群，不但不使淋溶黑土灰化，而且相反地，造成真菌和細菌較积极活动的条件，促进土壤富有营养物质。

櫟林在一些情形下也增加暗灰色森林土中和黑土中的营养物质貯量，但在另一些情形下，在一部分大气降水发生了那怕是季节性的土壤内部径流的情形下，则引起灰色森林土的灰化作用（Зонн, 1955）。

很多研究涉及了防护林对草原土的影响。根据中央道庫恰耶夫中部黑土带耕作研究所的資料，由于广阔的森林帶內造成了森林残落物聚积的良好条件，广阔的森林帶特別迅速地把草原土改造成森林土。

B. P. 威廉斯指出：森林土的特征在于其上层不是发生細菌性的、而是发生真菌性的有机物质好气分解，这一点是它們同草原土及草甸土的分別；这可以用下列来解释：在木本植物各个部分腐烂时进入土壤中的大量丹宁物质，妨碍了細菌的发育。这些論断不久以前为 И. Н. 戈戈列夫（Тоголев, 1952）的實驗室試驗所証实；当时他是用从利沃夫州的一个集体农庄的休闲地上取来的所謂黑色石灰土（腐殖质碳酸盐土）来举行試驗的。在含 25.3%  $\text{CaCO}_3$  和 5.6% 腐殖质的土壤中，按照 30 克土壤来折算，加入了不同数量的丹宁物质；这些丹宁物质是从山毛櫟林的残落物中用热水提取的。当时发现，在土壤中加入一定数量的丹宁物质，大大抑制了細菌性的硝化过程。同时，促使氮大量聚积的真菌区系，则强烈繁殖。丹宁物质剂量的減少，引起相反的效应：硝酸盐增加，氮减少。

植物群落对土壤的影响的某种特征，决定于优势植物的年龄。例如，根据乌克兰共和国科学院林业研究所研究人員 A. И. 茲拉哲夫斯基和 E. M. 克罗特（Зражевский и Крот, 1955）的研究，乌克兰林区的灰化砂质土上的松树群，在其生长初期，从土壤中大量吸收磷、鉀、特別是鈣。但在生长的第二时期內，出现轉折点；在成熟森林下，则已經发生这些物质在土壤中的聚积。

苏联科学院森林研究所的研究員 E. B. 魯諾夫和 Д. Ф. 索科洛夫（Рунов и Соколов, 1956），抱定目的全面研究正在分解的乔木树种的叶对在土壤中和在残落物本身中的微生物学和生物化学过程的影响。他們的一个試驗是在實驗室条件下进行的，另一个試驗是在捷尔庫里护田造林科学研究所的自然环境內进行的。實驗室的

試驗对象是櫟树和尖叶槭的叶子；这些叶子是1951年秋季从草原带內的少腐殖质黑土上以及从森林草原带內的暗灰色森林土和灰化残余碱土上的雕落叶中采集的。把叶子放在烧杯中，加以湿润，湿度保持为最大保湿量的60%，并放在定温箱中的20—22°的温度下。在开始举行試驗时，叶子用某种混和物处理过；这些混和物是同一些树种的树林的残落物的叶子加上水而混和成的。事先，测定叶子中的灰分元素和生源元素(Биогенные элементы)的最初含量。进一步观察表明，无论細菌和放綫菌都在雕落物分解中起着很大作用。然而，这两类微生物的数量在試驗的各个不同处理中是非常不同的。在从捷尔庫里(草原带)的少腐殖质黑土上采集的槭叶的分解中，細菌最多；而在从那里采集的櫟叶的分解中，放綫菌最多。在从捷尔列曼諾夫斯克施业区(森林草原带)的灰化残余碱土上采集的櫟叶的分解中，无论細菌和放綫菌都最少。至于从同一施业区的暗灰色森林土上采集的櫟叶，则这些櫟林中的細菌总量等于从碱土上采集的叶子中的1.5倍，而放綫菌总量等于5.7倍。

自然环境內的試驗，是1952年6月26日在捷尔庫里的15—16岁齡的櫟-綠櫟林覆盖下的少腐殖质重粘壤质黑土上开始进行的。把一块大小为8平方米的样地清除了残落物，然后分成四个大小相等的小区；其中一个小区留作对照，三个小区分别覆盖着下列植物的叶子：(1)櫟，(2)櫟和尖叶槭的混合(1:1)，(3)櫟和錦鸡儿的混合(3:1)。在叶覆盖物天然地压实之后，秋季在一切小区上，形成了厚度大約3厘米的新雕落物层。事先，在整个雕落物层中测定灰分元素和生源元素的含量。后来，在三个月的期间內，对正在分解的雕落物和5厘米厚的土壤上层进行分析，测定各种不同类型的細菌、放綫菌、真菌的含量以及灰分和生源元素的含量。获得的数字，不但对于不同雕落物來說是不同的，而且对于位于雕落物下面并富有从雕落物中淋溶出来的物质的各种土壤來說也是不同的。从上述作者所举出的有关細菌、放綫菌和真菌的数字材料中选出的資料，列于表2。

表2 土壤中(达20厘米深处)細菌、放綫菌和真菌的数量在不同組成的  
雕落物的影响下的变化(单位是每克土壤1000个)  
(引自 Рунов и Соколов, 1956)

日期 (1952年)	細菌总量			放綫菌总量			真菌总量		
	对照	在櫟的 雕落 物下	在櫟和 錦鸡儿 的雕落 物下	对照	在櫟的 雕落 物下	在櫟和 錦鸡儿 的雕落 物下	对照	在櫟的 雕落 物下	在櫟和 錦鸡儿 的雕落 物下
		在櫟的 雕落 物下	在櫟和 槭的雕 落物下		在櫟的 雕落 物下	在櫟和 槭的雕 落物下		在櫟的 雕落 物下	在櫟和 槭的雕 落物下
7月18日	21,900	30,113	56,148	35,628	3,010	7,812	3,726	4,776	84
8月5日	4,004	6,344	9,674	105,349	3,094	7,124	5,727	4,858	63
8月23日	4,116	5,567	6,429	10,867	3,818	2,970	3,979	2,852	9
9月24日	3,377	3,956	6,294	6,828	1,010	1,984	1,151	1,835	48

从这些資料中可以看出，在雕落物覆盖下的土壤中，特别是在櫟叶和槭叶的混合雕落物以及櫟叶和錦鸡儿叶的混合雕落物覆盖下的土壤中，細菌总量大大增加。放綫菌和真菌在有櫟雕落物的小区上最多，在对照小区上最少。可是，在个别的日期內，对照小区的土壤中的放綫菌和真菌的数量，超过在雕落物覆盖下的土壤中观察到

的数量。至于位于雕落物下的土壤的化学机制在雕落物影响下发生的变化，则发现，在櫟雕落物覆盖下的土壤在接近秋季时大大富有有机物质。同时，在混合雕落物覆盖下的土壤，表现出高度活动的微生物学过程，而沒有表现出含碳和氮的化学物的显著聚积，虽然这些元素由于植物残体的分解而經常进入土壤中。最后，E. B. 魯諾夫和Д. Ф. 索科洛夫 (Рунов и Соколов, 1956) 作出結論：“在残落物中和在土壤中的微生物学和生物化学过程，可以借助于选择适当森林树种的方法来調节，这一点将促进森林植被在干燥草原条件下的順利生长”(第 170 頁)。

在外国的类似工作中，应当首先举出欧文頓的研究(英国)。例如，曾經获得了默勒灣南岸的庫勒宾砂地上的人工森林对土壤的物理、化学和微生物学特性的影响 (Ovington, 1950)。在这些砂地上，森林很久以前就种植得了，但由于管理不善而死亡，特別是在过去两次大战期間內更是如此。现在，未造林的对照地段的基质是砂粒，仅仅有些地方稍微发生过土壤形成过程，偶而在某处含有乔木根的残体。未造林的砂地的野生植物区系，主要有两个种：喜砂草 (*Ammophila arenaria*) 和小酸模 (*Rumex acetosella*)。最近 10—20 年来造林的地段，也受到研究；这些人工林主要包括松属的三个种：砂丘上的 *Pinus laricio*，平坦地段上的 *P. silvestris*，潮湿低地上的 *P. contorta*。曾經确定，在 20 年来，人工林使砂粒基质大大富有細菌和真菌。在人工林下，形成不厚的腐殖质层，其中每一克干土壤含有 10,000,000 个以上的細菌和 3,000,000 个以上的真菌。在未造林的地段上只发现担子菌的一个种——*Phallus imperialis*；而在人工林中間，則发现担子菌的 8 个种，其中还有菌根营养种。在人工林的影响下，砂粒基质的物理特性和化学特性发生了某些变化：細砂粒和粘粒的含量稍微增加，氧化鈣含量大多減少，碳含量大大增加，等等。

后来，欧文頓在諾福克郡、格洛斯特郡和肯特郡的三片其他森林中进行了类似的研究。他搜集了大量的材料，这些材料从 1953 年起在《不同乔木种的人工林下森林条件发展的研究》这一总标题下发表于《Journal of Ecology》上。我們將仅仅举出某些資料。例如，曾經查明，人工林下形成的残落物，含有很多交換性鈣和交換性鎂；而且这些元素在由針叶树种 (*Pseudotsuga taxifolia*, *Pinus nigra*, *Larix decidua*, *Picea excelsa* 等等) 构成的残落物中聚积得比在由落叶树种构成的残落物中多些。人工林下形成的腐殖质层，情况也是如此。在位于腐殖质层下的矿质土壤中，由于造林的結果，无论在落叶树种覆盖下和在針叶树种覆盖下，交換性鈣的含量大多减少。这里所指的是下列两个地段：其中一个地段上(年降水量为 575 毫米)是砂质土，pH 值为 5.0—8.5，有白堊露头；而在另一个地段上(年降水量为 825 毫米)是粘质土，呈显著酸性，pH 值为 3.8—4.9。黑松 (*Pinus nigra*) 是一个例外；在黑松的覆盖下，交換性鈣的含量甚至在两个地段的土壤的矿质部分中，也都比在未造林的地点上多些。这一点可以用我們从該作者举出的一些图表中选择的下列資料来說明 (Ovington, 1958)。从表 3 中可以看出：黑松林的特点是交換性鈣在土壤中相当大量聚积；而在“Bedgebury”地段上的欧洲云杉和塞尔維亚云杉 (*Picea excelsa* 和 *P. omorica*) 林在土壤中聚积的鈣比黑松和黃杉所聚积的少些。在这个地段上的各个落叶树种中，

表3 各个不同乔木树种的人工林下的土壤中的交换性钙含量(单位为公斤/公顷)

(引自 Ovington, 1953)

观察地点	土壤	乔木树种										未造林
		<i>Pseudotsuga</i> <i>taxiflora</i>	<i>Pinus nigra</i>	<i>Larix</i> <i>leptolepis</i>	<i>Alnus incana</i>	<i>Betula alba</i>	<i>Picea excelsa</i>	<i>Picea</i> <i>omorica</i>	<i>Quercus</i> <i>petraea</i>	<i>Quercus</i> <i>rubra</i>	<i>Nothofagus</i> <i>obliqua</i>	
“West Tofts”地段(土壤砂质; pH=5.0—8.5)	腐殖质层	230	182	78	72	72	—	—	—	—	—	0
	矿质土壤	6,240	22,865	17,720	8,260	7,105	—	—	—	—	—	8,560
	总计	6,470	23,047	17,798	8,332	7,177	—	—	—	—	—	8,560
“Bedgebury”地段(土壤粘质; pH=3.8—4.9)	腐殖质层	68	182	—	—	—	73	41	36	31	39	0
	矿质土壤	475	770	—	—	—	293	282	269	238	344	420
	总计	543	902	—	—	—	366	323	305	269	383	420

假山毛櫟(*Nothofagus*)林在土壤中聚积的钙比冬櫟和紅櫟林稍微多些。

植物群落在土壤中引起的各种变化,不可避免地导致下列的情况:群落本身造成了对自己不利的条件,并且为自己被其他群落所演替作了准备。例如,碱土的植被促使土壤发生脱碱化,在一定的气候条件下为自己被脱碱土的植被所演替作了准备;而脱碱土的植被则促使土壤更加脱碱化,从而导致非盐渍土的植物群聚的出现。喀尔巴阡山的一些潮湿的山毛櫟林类型中观察到的土壤强烈灰化,仅仅是由山毛櫟林本身的生活活动所引起的。可是,这种灰化作用在一定的情形下导致山毛櫟更新的停止,以及导致山毛櫟林被云杉林或冷杉林所演替。

当然,除了植被以外,各个不同的带、亚带等等中的不同气候,对于不同土类的形成也发生很大的影响。但是,某一土类的直接创造者,却是整个植被以及与植被有联系的土壤动物区系和微生物区系;它们借助于在母质中聚积和分解有机残体的方式,把母质变成土壤。作为土壤直接形成者的植被,在各种气候因素对土壤发生影响时也起着不可避免的和经常的媒介之作用。

## 第五章 群 丛

### 第一节 各个不同的地植物学学派对群丛的解释

从 1910 年布鲁塞尔會議起，群丛就被采納作为植被基本单位。正象佛劳和施略脫(Flahault u. Schröter, 1910)指出的，群丛这一概念早在 1801 年就由洪保德提出了，后来在 1820 年，德-康多里在《德曼河谷的自然地理概况》一书中使用过这个概念，此后，在 1836 年，梅延(F. I. F. Meyen)在《植物地理学基础》一书中对这个概念作了更加准确的說明。在俄国植物学家中，A. Я. 戈尔佳根 1900 年在其著名著作《关于认识西西伯利亚土壤和植被的資料》中第一次以确定的意义和論据使用了“群丛”这一术语。

在 1910 年的布鲁塞尔會議上，佛劳和施略脫追随瓦尔明的意见，建議用下列的詞句来表达群系和群丛的意义：群系是一定生活条件的植被的用語，它与植物区系組成无关；而群丛則是具一定植物区系組成的植物群落，同时，群丛作为植被单位从属于群系，就是說，很多群丛可能属于一个群系。可是，这些定义看来有些模糊，不够具体。例如，群系的定义在同等程度上也适用于群系綱，甚至适用于植被型（参閱下面）；而群丛的定义則留下一个不清楚的問題，群丛是具一定植物区系組成的群落型，或者它简直就是群落的同義語。

后来，在布鲁塞尔會議后开始形成的各国地植物学学派，发展了群丛的定义，并給予更加准确的說明，同时也保留了它作为植被基本单位的意义。只有乌普薩拉学派提出一个較小的单位——基群丛——作为基本单位，但同时承认相似的基群丛联合成群丛。

#### 一、苏 联 学 派

苏联地植物学家曾經提出过群丛的好几个定义。最通用的是 B. H. 苏卡乔夫(Сукачев, 1938б)的定义；按照这个定义，“植物群丛，即植物群落型，是一些植物群落的总称，这些植物群落具有相同的种类組成和結構、基本上相同的层片壘結，而各种植物之間和植物及环境之間的相互关系也具有相同的特征”(第 34 页)。

B. H. 苏卡乔夫(1957б)还提出一个更完善的群丛定义，但这个新定义并不与第一个定义矛盾，而是使它更加深刻。按照这个新定义，“植物群丛(植物群落型)是植物群落学中的基本分类单位，它是这一切植物群落的总称，这些植物群落在陆地表面(更准确地說，在陆地的植物地理圈表面)的物质和能量的积累和轉換中起着相同的作用。由于这一点，这些植物群落具有基本上相同的种类組成、相同的层片結構(反

映相应的植物生态类型組成) 和相同的环境因素組成 (影响植物群落学过程)” (第 18—19 页)。

这两个定义都強調指出, 群丛首先是植物群落型。这意味着, 在描述群丛特征时, 要把在自然界中观察到的各种关系加以某种不可避免的公式化, 就是說, 放弃那些极端的罕见的特征, 而突出平均的最常见的特征。B. H. 苏卡乔夫(1930)在其著名的《林型研究指导》中, 写道: “……每一地点的任何植丛都是一个群落。这样看来, 在任何一片森林中, 我們有非常多的群落。例如, 在多砂丘地面的一片松林中(地衣松林位于每一丘頂), 我們在每一丘頂看到一个特殊的群落(林分), 它并不完全等同于甚至相邻砂丘上的任何其他群落。为了深入研究群落的这种多样性, 必須把这种多样性简化为一定的群落型, 群落型就是一些在其重要特点上相同的群落的总称。这些群落型就叫做植物群丛”(第 18 页)。其次, 苏卡乔夫指出, 植物群落的概念是非常具体的, 而群丛的概念則是用抽象法創造的。但是同时, 正象苏卡乔夫所說的, 群丛是“各个一定群落的真实总体”, 因此, 它“可以用它所固有的分布区來說明特征”。

这样看来, 群丛作为群落型是在某种程度上抽象的, 而作为群落总体則是具体的。我們知道, 这个問題密切联系到植物群落概念和群丛概念之間的相互关系, 因而也一般联系到“局部”或“个别”和“一般”之間的相互关系。

某一群丛的一些个别植物群落可能具有很多偶然的特征, 但在描述整个群丛时, 我們放弃这些非典型的特征, 正因为如此, 所以群丛具有某种抽象性。

由于上述的一切, 必須強調指出, 植物群落本身也是具体(同时是局部)和抽象(同时是一般)的統一体。每一个一定的植物群落, 就是說, 每一个具体的“群丛地段”, 都作为一个具体概念而存在着; 但是此外, 我們也以一般的抽象的意义而提到植物群落, 正象在植物学中一般地提到植物一样。B. H. 苏卡乔夫曾經不止一次地, 特別是在他的論文《关于植物群落学的若干基本問題》(Сукачев, 1950a)中, 指出“植物群落”概念本身的这些特点。苏卡乔夫指出: “正象某一区域的植物是属于某些种一样, 各个植物群落也属于某些植物群丛(植物群落型)。分类学家在研究和比較各个植物时(蜡叶标本或新鮮标本), 把它們归入某些种; 同样地, 植物群落学家在研究和比較各个具体群落时, 也确定某些群落型, 就是說, 确定群丛”(第 452—453 页)。

群丛作为植物群落型是两个对立面(抽象性和具体性)的統一体; 对它的这种矛盾本质的不了解, 引起某些科学家的片面解释。例如, B. B. 阿略兴仅仅指出, 群丛是其各个具体地段(群丛地段)的总体, 而沒有指出群丛同时也是这些具体地段的类型。Л. Г. 拉孟斯基在其早期著作中过低評价群落类型学, 他认为, 研究平均特征(“中位数”)(медиана)和研究与这种平均特征的平均偏差(“四分位数”)(квартиль), 都是同等重要的。拉孟斯基以自然界中存在着植物群落連續生态系列(其中沒有任何关节点)为出发点, 因而认为寻找任何典型事物是无用的。只可以說有一些概括单位(обобщенная единица), 但这些概括单位的划出在本质上是象征性的。虽然拉孟斯基并不反对把这些概括单位叫做群丛, 但他本人在大多数情形下避免使用这个名称。Л. Г. 拉孟斯基承认种的真实性, 但认为群丛是不真实的、象征性的。可是, 这种

见解是不能同意的；实际上，种和群丛都是真实的。当然，这一点决不意味着，种和群丛之间的平行线可以划得很远，但它们有一个共同点，即这两个单位都是特殊的关节点，就是说，是连续性中的间断，或更准确地说，是生物界发展中的延缓（但不是中止）。

B. H. 苏卡乔夫确定群丛和 Л. Г. 拉孟斯基确定概括单位的原则是不同的。B. H. 苏卡乔夫认为划分群丛的基础，首先在于某些优势种（其中包括建群种）的存在，这些种决定群落构造的基本特点，并在群落中造成特殊环境条件。我们可以举出群丛 *Pinetum myrtillorum*（黑果乌饭树松林）来作为苏卡乔夫所理解的群丛的例子；这个群丛有三层：第一层是由松构成的，第二层以黑果乌饭树（*Vaccinium myrtillus*）占优势，第三层是整片的苔藓层，通常是由灰藓（*Hypnum schreberi*）或榆藓（*Hylocomium splendens*）构成的。在苏联森林平原区域的中央部分，地形或多或少发育的、土壤不肥沃的地点上，可以遇到这个群丛；在这里，它占据着径流不多的较潮湿地段。

但按照 Л. Г. 拉孟斯基的意见，植被的概括单位，不可以仅仅根据 1—2 个或甚至 3 个优势植物来划分。要说明每一个群落概括单位的特征，大多至少必须有 6—8 个植物种。优势植物不能充分说明某一群落的生境特点的概念。生境特点可以用另一些植物来更好地说明；对于这些植物来说，该生境在某种程度上是极端的，是接近于这些植物的生态分布区（экологический ареал）的界限的。拉孟斯基把这些确定群落的植物叫做确定种（дeterminант），并强调指出，确定种既不相当于裘-利耶和阿略兴的优势种，也不相当于苏卡乔夫的建群种。拉孟斯基用以 *Carex goodenoughii* 占优势的小苔草草甸的例子，来说明确定种的本质。他写道：苔草的存在说明水分供应是稍微过度的，同时是较有保证的，并且说明受牲畜践踏得很厉害。可是，其余的生境特点仍然不清楚，因为 *Carex goodenoughii* 既生长于酸性土上，也生长于碱性土上，甚至也生长于盐渍化土壤上。能较准确说明生境特征的，不是占优势的苔草，而是混生于其中（虽然多度不大）的一些伴生种。在一些情形下，它们可能是较不潮湿的草甸的植物（*Phleum pratense*, *Trifolium repens*）；相反地，在另一些情形下，可能是沼泽种（*Carex vesicaria*）；在第三种情形下，可能是肥土植物（*Ranunculus repens*, *Geum rivale*）；在第四种情形下，可能是盐土植物（*Triglochin maritima*），等等。在本质上，植物群落的一切植物都是确定种，但在程度上和意义上则各不相同。植物的生活强度和多度随着湿度、盐渍度、牲畜践踏程度等的变化而降低或增高得越快，那末，植物对于某种条件的指示意义或确定意义就越大。在这一方面，指示意义最小的，恰恰就是在该群落中处于最适条件的优势种：它们对环境的温和变化最不敏感。

这样看来，拉孟斯基不是根据建群种，而是根据确定种来规定植被的基本单位；他认为，虽然这些单位与通常理解的群丛不是完全相同的，但是“由于没有其他适当的术语，可以把它叫群丛”。拉孟斯基把这样的群丛仅仅理解为概括单位，就是说，理解为从各个植物群落的似乎完全连续的系列中主观划出的产物。这种错误完全类似于那些不承认种的真实性的分类学家的错误。在这两种情形下，方法论上的

弱点在于沒有认清自然界中的連續性和間斷性的統一。

从拉孟斯基的理論观点,可以看出他所运用的地植物学研究方法的很多特点。拉孟斯基不是以确定群丛为出发点,而是以每一植物种在被研究地段上的分布规律性为出发点。因此,例如,他非常注意所謂部分登記法(метод раздельной записи)。沿着一些剖面綫橫过地段,研究人員把或多或少大量出现的每一植物种的斑点和密集地点繪在平面图上。然后,不管其余植被,为每一个种确定其特有的多度和多度界綫。把这些界綫以交会綫或量綫的形式繪在平面图上;此后,为每一个种繪制它沿着剖面綫的分布的曲綫。拉孟斯基(Раменский, 1937)說道:“在这种情形下,研究者的工作具有真正的客观性和正确的邏輯順序性:在部分登記的情形下,群聚(群丛、群落等等)的划分不是研究工作的前提,而是它的完成,是把分散的观察材料加以有意識綜合的結果:让各种植物本身以它們的各条投影多度曲綫的对比来表明,应当把剖面綫橫过的那一植被地段,划分成一些什么样的、自然的、有清楚界限和有规律重复的群聚”(第 74—75 页)。在这里,拉孟斯基还在脚注中补充說明:虽然他“对自然界本身加以彼此分开的各个植被分类单位的真实存在,抱着怀疑”的态度,但是他并沒有忘記,即使为了制图的目的,也有实际必要象征性地划分一些或多或少概括的单位。而且,虽然部分登記法是最准确的,但在很多情形下,应当使用較不准确、但較迅速的植被研究和制图方法。

应当指出,部分登記法是与拉孟斯基关于不是根据建群种、而是根据确定种来划分群聚的号召相矛盾的。实际上,在处理各个部分登記記錄时,植被的概括单位既是根据建群种,也是根据确定种来规定的;这种方法才是最正确的。

在南高加索,由于从 1926 年到 1931 年对放牧场进行了广泛的地植物学研究的結果,出现了一个学派;这个学派的代表人物主要是 A. A. 格罗斯盖姆(Гросгейм)及其学生們: A. A. 柯拉科夫斯基(Колаковский), A. Г. 多魯汉諾夫(Долуханов), 塔吉安娜·盖德曼(Т. Гейдеман), Л. И. 普利里普科(Прилипко), M. Ф. 薩霍基雅(Сахокиа),部分地还包括我本人。这个学派的观点的本质如下,第一,群丛被理解为仅仅那些达到一定成熟度的群落的单位,按照我的理解(詳細參閱下面),这样的群落就是成型群落。至于未成熟群落的单位,則按照結構复杂化的順序是:族聚,团聚,半群丛。1929 年,格罗斯盖姆叙述了这些观点,并把它們应用到阿塞拜疆共和国东南部的荒漠带(按照格罗斯盖姆的說法是半荒漠带);在这里,正象“在巨大的自然界實驗室內”一样,可以容易地观察到植物群落复杂化的一切阶段——从族聚直到半群丛。族聚(агрегация)是任何一个一年生种的純植丛,例如盐湖岸边的海蓬子 (*Salicornia herbacea*)植丛。团聚(агломерация)是生态方面相同的一些一年生种或多年生种(或者一个多年生种)的植丛,例如荒漠上的一年生短生植物植丛。半群丛(семиассоциация)是已經或多或少成熟的植物群落,它是一些团聚(很少是族聚)的組合,其中每一个团聚都在該群落中构成一个特殊的层;可是,这些层在一定条件下也能够作为個别的群落而独立存在。例如,在阿塞拜疆的蒿类荒漠上,我們通常看到三层:第 I 层是蒿类,第 II 层是非短生类型的一年生植物 (*Salsola crassa*, *Petrosimonia brachiata*

等等)，第Ⅲ层是一年生短生植物。可是，也可以遇到純粹是蒿类的群落，純粹是短生植物的群落，以及純粹是非短生类型的一年生植物的群落。成熟的荒漠植被就是半群丛。群丛则存在于草甸上、草原上、森林中以及比荒漠植被較为复杂的其他植被类型中。按照格罗斯盖姆的說法，在群丛中，各个层已經彼此联系起来，已經不能单独存在。固然，在某些群丛中，各个层可以被替换：例如，松层可能与极其不同的下层共处，因此，可以区分出很多群丛，它們的第一层都是松树。另一方面，某些草本組合以及某些森林苔蘚种，都能够 在松树下和在落叶松下、甚至在云杉下发育。但是，松林不会完全沒有下层；而典型的森林草本植物和苔蘚通常不能在森林以外发育，它們要求乔木层的經常存在。格罗斯盖姆在把层解释为团聚时，把半群丛叫做非束縛的团聚，而把群丛叫做束縛的团聚。

A. A. 柯拉科夫斯基 (Колаковский, 1939) 把格罗斯盖姆的观念应用于描述阿布哈兹的高位山地陡坡麓积物的植物丛生过程 (草甸群落在这些麓积物上逐渐形成)。植被在达到草甸阶段以前，要先通过較原始的未成熟的群落的阶段，首先是假族聚 (псевдоагрегация) (一个多年生种的植丛)，其次是团聚 (几个多年生种的植丛)，此后才形成草甸群丛。在柯拉科夫斯基的方案中，沒有半群丛：因为半群丛仅仅是荒漠所固有的，而不是高位山地草甸带所固有的。

按照植物群落的复杂程度来划分植物群落，当然是非常值得注意的，因为这样的划分反映植被的演化形成。可是，“族聚”、“假族聚”、“团聚”和“半群丛”这些术语，在地植物学中沒有被普遍使用。大多数的研究家都采用群丛作为任何复杂程度的植物群落的单位：从最原始的群落到最复杂的群落。群丛的这种理解对于生产工作者、林学家和农学家來說是較容易接受的；本书也采用这种理解。同时，我还区分出成型群丛 (узловая ассоциация) 和短期群丛 (кратковременная ассоциация)。此外，象过去一样，我认为必須在植物群落的定义中再加入一个特征 (这是其他科学家沒有提及的)，即植物群落所占据的空間。这个建議和关于小群聚、中群聚和大群聚的概念，是我在 1931 年第一次发表的；从那时候起，我在后来的一些著作中不止一次地發揮了这些观点。

正象上面已經确定的，植物群落，即植物群聚，是占有一定地段的植物总体，这些植物是由于与环境相互作用并通过环境而彼此間相互作用而联合起来的。可是，为了使这个定义更加完善，必須再补充一点：植物群落具有某种不太小也不太大的空間分布范围以及与此有关的一些性质——在空間中重复出现的相对稳定性和相对頻度。群落永远是在某种程度上镶嵌性的，就是說，在水平方向分化为一些有时較成熟有时較不成熟的小群聚。有时候，这些小群聚仅仅略具輪廓，这时的群落在水平方向可能几乎是均匀的，但完全的均匀性几乎永远不存在。甚至在任何一个种的植丛中，也永远观察到一些斑点，这些斑点在个体密度上是不同的。

当然，虽然植物群落是在空間分布范围方面不太小也不太大的植物群聚，但是，正象 E.M. 布拉吉斯 (Брадис, 1955) 正确指出的，它的定义的这一方面过于主观。还必须說明，要怎样理解所謂不太小也不太大的空間分布范围。我认为，如果以群落內

部存在着小群聚为出发点,这个問題就相当容易解决。因为小群聚不外乎是初級的、即最小的植物总体,所以在大小上已經較大的下一个总体就是群落。必須认为这个准則不但适用于在水平方向上分化成一些非常显著小群聚的群落,也适用于小群聚不大显著或几乎不可觉察的群落。

也应当采用小群丛(микроассоциация)这一概念作为一定植物小群聚的类型的概念。当然,在镶嵌性仍然处于萌芽状态的那些群落中,确定小群丛要比在镶嵌性显著的群落中困难得多。虽然如此,但是无论在較成熟和較不成熟的各个小群聚中区分小群丛,都是可能的。小群丛的命名应当以每一层的优势植物种为根据。例如,在黑龙江上游沿岸区的一个落叶松-樺林群丛中,我在一些构成該群丛的小群丛中,描述了小群丛 *Larix dahurica* (遮阴度 0.4)-*Vaccinium vitis idaea* + *Lathyrus humilis*。意气松和牙疙瘩的名称之間的“破折号”表明,这两个种都占优势,第一个种在乔木层中,第二个种在草本小灌木层中。但是在草本小灌木层中,还混生着矮生山黧豆,因此,在它的名称之前写上“加号”。在同一个森林群落中,还观察到,例如,小群丛 *Alnus manshurica* (遮阴度 0.6)-*Majanthemum bifolium*, *Smilacina dahurica*, *Calamagrostis langsdorffii*。在这里,草本层的三个种中,任何一个都沒有在草本层中占优势。在草本群落中,成层现象常常表现得不很显著。在这些情形下,在为某一小群丛命名时,不管草群高度如何,直接按照优势度的順序列出各个种。例如,小群丛 *Calamagrostis langsdorffii* + *Artemisia stolonifera* + *Trifolium lupinaster*。

在很多植被类型中,我們有时遇到某一群丛的一个地段内部存在着某些小群聚的非常显著斑点的事实;这些斑点那么显著,以致它們使整个地段具有极其显著的镶嵌性。例如,小地形(更准确地說,微地形,即比小地形更小的矮地形)强烈发展的坡地上的某些高位山地草甸类型,常常具有这样的特征;在这里,隆起部位、小阶地和类似的部位(每个部位的面积不超过 2—3 平方分米),都覆盖着各种不同的非常成熟的植物組合。在这样的情形下,发生一个問題:这仅仅是一个群丛,或者也許是各个不同群丛的小斑点的复合体?必須按照上面所說的(第 49 页)在研究镶嵌性和复合性之間的區別时那样,来解决这个問題。

这个区别的本质如下:我們认为镶嵌性是植被水平分化的就面积來說最小的結構要素。这些面积对于不同群丛來說可能是不同的;但是在每一群丛中,我們毫无困难地区分出群丛水平分化的最小要素,就是說,这样大小的要素可能仅仅是由一些个体或层片、而不是由一些小群聚构成的。每一个这样的要素都是一个小群聚。然而,在植被的复合壘結的情形下,构成复合体的每一要素(斑点)本身是镶嵌性的,它是由几个(或很多个)小群聚构成的。镶嵌性和复合性之間的基本区别,按照我的看法,就是这一点。如果存在着任何一个植物群丛的一个斑点,而这个斑点又包括該群丛所固有的一切小群丛(小群聚型),那末,可以把这个斑点叫做群丛地段。然而,如果这样的斑点并不包含一切的小群丛,而仅仅包含一部分的小群丛,那末,这个斑点将不是群丛地段,而仅仅是群丛片段,这个片段在面积上比該群丛的表现面积小些(图

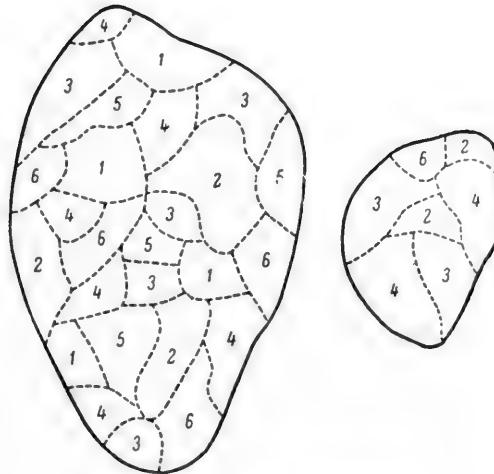


图 10 群丛地段和群丛片段的区别

左方是群丛地段，其中具有一切小群丛：1,2,3,4,5,6；  
右方是該群丛的片段，其中只具有一部分的小群丛：2,3,4,6。

10)。这样看来，研究镶嵌性以及清楚划分镶嵌性和复合性的差别，将帮助我們迅速而客观地确定群丛表现面积，并在每一具体情形下区别群丛地段和群丛片段。

区别群丛地段和群丛片段的这种小群落学方法，以及同时确定群丛表现面积的方法，是我在 1931 年建議的。英国科学家霍布金斯(B. Hopkins) 1957 年建議了根据群丛的典型图案(pattern)的表现程度来确定群丛最小面积的类似方法。

可是，必須強調指出，虽然我們非常注意查明和研究构成群落的各个小群聚，但我們不应当忘記，为了实践的利益，研究的基本单位仍然应当是植物群落和群落型(群丛)，而不是小群聚和小群聚型(小群丛)，后者作为单位是太小了。用小群落学来代替植物群落学，正象用层片学来代替植物群落学那样，都是不合理的。因此，研究小群聚对我们來說所以是重要的，并不是因为这种研究是最后目的，而是因为它是认识群落的方法之一。

由于建議把群落分为成型群落和短期群落，就发生了关于这些概念同根本群落(коренное сообщество)和衍生群落(производное сообщество)的概念的关系的問題；根本群落和衍生群落的概念是 B. H. 苏卡乔夫早就建議的，并在林型学中得到普遍的采用。大家知道，Г. Ф. 莫罗佐夫当时就坚持把各个林型，或按照他的叫法，“林分型”(тип насаждений)，分为两类：母型(материнский тип)或基本型(основный тип)，以及暂时型(временный тип)(在人类影响下由母型产生的林分型)。

可是，B. H. 苏卡乔夫(1957 6)指出，反对“暂时型”这一术语的意见是公正的，首先是因为“在自然界中，一切事物都随时在发生变化，因此，每一型在本质上都是暂时的”(第 57 页)。此外，苏卡乔夫还举出某些林型的例子，这些林型虽然是在人类影响下从母林型产生的，但仍然具有很大的稳定性；例如，在火灾后由云杉林发育成的某些松林型，或者在松树采伐后由松櫟林产生的櫟林，都是如此。因此，苏卡乔夫提

出另一些术语来代替上述的概念，就是說，他把各个林型（森林群丛和任何其他群丛都是如此）分为根本林型和衍生林型。他认为根本林型是“沒有受到人类影响和某些紧急影响（害虫的毁灭性袭击或大片风倒）而在自然界中发育成的林型，以及在本身的特征方面仅仅归因于气候和土壤母质条件的林型”；而衍生林型则是“在形成过程中受到上述因素作用的林型”。苏卡乔夫进一步写道：“但是，这两种林型都可能具有不同程度的稳定性和暂时性。例如，某些根本林型在迅速沼泽化时也可能是暂时林型”，而“衍生林型可能在不同程度上不同于它们由其中产生的根本林型”（同上书）。

在把 B. H. 苏卡乔夫的根本和衍生的群落、林型和群丛同我的成型和短期的群落和群丛进行比較时，必須首先指出，一切的根本群落或根本群丛按照我的理解都是成型的，但不是一切衍生群落都属于短期群落的范畴。可能存在着一些相对稳定的、相对成熟的、但仍然是衍生的而不是根本的群落。例如，某些在过度放牧影响下发生强烈变异的放牧场群落，可能不具有短期的迅速改变的特征。在另一些情形下，衍生类型符合于短期类型；例如，很多在采伐迹地和火烧迹地上发育的山杨林和樺林，就是这样。“根本”和“衍生”这些术语，虽然在經濟評定时，特别是在森林中工作时是方便的，但它们不完全符合于这些现象的本质。問題在于衍生群落实际上不但名副其实是衍生的，而且在下列的意义上也是衍生的，即如果人类活动不加以妨碍，它们的进一步变化将导致根本群落的形成。我把群落划分为成型群落和短期群落的方法，稍微接近于苏卡乔夫建議的把群落分为“成熟的”（выработавшееся）和“未成熟的”（невыработавшееся）群落的方法，而較不接近于他把群落划分为“根本的”和“衍生的”群落的方法。可是，既然群落在其同环境的相互作用中从不停止继续成熟，所以“成熟的”群落这一术语本身也不完全符合于問題的本质。

把群落划分为成型群落和短期群落的方法，强调了植被发育的一般連續过程中的間断性因素。成型群落在性质上不同于短期群落。此外，必須指出，各个非成型群落的短期性程度可能是不同的；它们不同于成型群落之点，不但在于它们在某一定地点上形成的期限較短，而且在于它们的成熟度較小。

B. H. 苏卡乔夫（1930）还不止一次地注意到衍生群落的各个不同类别。例如，他写道：由于各个衍生型的稳定程度不同，可以把它們分为下列几类：（1）短期暂时型，它们通常在一个世代的期间内就复原成根本型，例如，在云杉林、松林或櫟林的采伐迹地或火烧迹地上的山杨林、樺林、椴林，（2）长期暂时型，它们占据某一地域的时间久得多，例如，在火烧影响下由云杉林衍生的某些松林型，（3）稳定衍生型。如果说，第一类复原成根本型的时期通常不超过 150 年，那末，第二类的这个时期通常超过 150 年。而在第三种情形下，则完全不会复原成根本型。例如，有櫟层的松林，在松树采伐后变成櫟林型。在这里，松树通常完全不会重新出现，这样的衍生櫟林型就是稳定的”（第 205—206 页）。

B. H. 苏卡乔夫的分类适用于大多数的森林群落，但仍然不适用于一切森林群落。例如，这个分类法沒有包括那些虽然是短期暂时、但既不是衍生也不是根本的群落。例如，柳丛林就是这样：它在河谷中作为森林定居的第一阶段而形成，而后来，如

果沒有受到人类干涉, 則为杨林、櫟榆林或其他林型所演替。新生境(植物正在丛生的砂地、緩坡石质麓积物、粘土断崖等等)的一切群落, 也都不是衍生的, 而仅仅是“产生的”(пропаводящее)。这一切都是短期群落, 但不是衍生群落。正因为如此, 所以我在1949年提出了成型和短期的群落和群丛的概念, 这些概念也在《植被学說基础》的两版中介绍过。

B. B. 索恰瓦 (Сочава, 1957) 建議把群落和群落型(群丛)分为根本的、系列的(серийное)、长期衍生的和短期衍生的。在这种划分中, 新生境的一切群落恰恰包括在系列群落一类中; 同时, 索恰瓦指出, 必須把它們同衍生群落严格区分开来。索恰瓦的一切系列群落含于我所划分的短期群落一类中, 这一类也包括索恰瓦的一切短期衍生群落和苏卡乔夫的短期暂时群落。但是, 长期衍生(按照苏卡乔夫的說法是长期暂时)的群落要归在我的分类法的哪一类, 归在成型群落或归在短期群落呢? 根据上面为成型群落所作的定义(把成型群落确定为具有相对成熟度和相对稳定性的群落), 必須也把一切长期衍生的群落和群落型归为成型的一类。例如, 某些时候在森林地点上发生但长期受到割草和放牧(因而阻碍森林复原)的很多草甸, 也应当归为成型群落一类。同样的, 成型群落还必須包括南高加索南部石质陡坡上的、在檜林和疏林的地点上由于这些森林受到砍伐和放牧的結果而产生的佛利干那群落。在这样的陡坡上, 侵蝕过程大多发生得非常厉害, 以致檜林很难复原, 甚至在完全停止放牧时也复原得极其緩慢。显然的, 这样的佛利干那群落也必須归为成型群落一类。但是, 无论 是森林后的草甸和这种情形下的佛利干那群落, 都是次生成型群落(вторичное узловое сообщество), 而草甸前的森林和佛利干那群落前的檜林, 都是原生成型群落(первичное узловое сообщество)。同样的, 在短期群落中也必须区分原生和次生。考虑到这一切, 可以提出划分群落和群落型(群丛)的下列稍微詳細的方案:

1. 成型的群落和群落型(群丛): (甲)原生(根本), (乙)次生。
2. 短期的群落和群落型(群丛): (甲)原生, (乙)次生。

原生短期群落相当于索恰瓦的系列群落, 而次生短期群落则相当于苏卡乔夫的短期暂时群落和索恰瓦的短期衍生群落。可是, 我认为, 我提出的分类法对生产工作者來說将較为方便, 因为它不必使用我們尚未充分普遍熟悉的“系列的”、“短期衍生的”群落等等术语。至于“原生”和“次生”群落这些术语, 則在地植物学文献中已經充分习惯, 并且恰恰是以这样的意义而被使用。

J. Г. 拉孟斯基 (1952a) 不同意我把群落分为成型群落和短期群落的方法; 他认为, 只有純粹主观地按照研究者的“斟酌”, 才能够进行这样的划分。这样的观点同上面指出的拉孟斯基对于群丛的真实存在的怀疑, 也有密切的联系。这里表现出他对連續性和間断性的辯証统一性的忽视, 并且把植被中的全部多样性都仅仅归結为数量差异。

对我把群落分为成型群落和短期群落的方法的另一种反对意见, 是 И. X. 布留孟塔尔和 A. A. 尼岑科 (Блюменталь и Нищенко, 1951) 提出的, 他們在其对我的《植被学說基础》的第一版的书評中說道, 我所理解的成型群落同克列门茨的演替頂极沒

有什么差别。可是，布留孟塔尔和尼岑科的这种結論是以显然的誤解为根据的，因为我一向强调，无论短期群落和成型群落，在其生活活动中都不可避免地为其他群落所演替，并且指出，这是同演替頂极的概念根本相反的。我曾經着重指出，无论短期群落和成型群落的演替，都是由于它們同环境的相互关系中的矛盾积累的結果而发生的。

Б. А. 贝科夫(Быков, 1957)建議把植物群落分为始兴植物群落(зачинающийся фитоценоз)、建成植物群落(сложившийся фитоценоз)(并附带声明，这些群落具有一定的活动性)和衰亡植物群落(угасающий фитоценоз)。可是，无论这种划分法的原則本身和这些术语，都不是十分恰当的。例如，“建成”植物群落这一术语含有过于靜止的意义，不能强调指出这类群落的可变性。衰亡植物群落的特征，按照贝科夫的說法，在于“强烈的逐年变异性、植物种的較迅速演替以及生存斗争的激烈化”(第234页)。但是，难道始兴群落不也是在頗大程度上具有这些特征嗎？此外，名副其实的衰亡群落在自然界中根本不存在。因为在任何一个衰亡群落中，我們同时也发现新的始兴群落的因素。一个群落越衰亡，新的有活力的群落就在越大程度上进入該群落內部。总之，我們看到，苏联个别科学家在对植被基本单位——群丛——的解释中是有一些不同的。虽然如此，但苏联地植物学家的共同点，在于他們一貫而深入地利用群落和环境統一性的原理以及这种統一性的自身运动的原理；而这一点是与演替頂极理論不相容的。

我們將轉而简单討論外国各地植物学学派对群丛的解释。

## 二、瑞典学派

乌普薩拉(瑞典)学派的最杰出代表人物是裘-利耶(Du-Rietz)；这个学派在規定和描述植物群落单位时最为重視在每一层中占优势的种。此外，这个学派还非常注意把群丛分为更小的单位——基群丛(sociation)。

乌普薩拉学派和布瑙-布朗喀学派之間的分歧，在1935年阿姆斯特丹植物學會議以前特別大；在这次會議上，它們达成了某种一致意见。斯堪的納維亞地植物学家(裘-利耶、諾特哈根等人)承认 ZM (苏黎世-蒙彼利埃)学派所建議的把各个群丛联合成群属(Alliances, Verbandes)的意见，以及形式上同意根据特征种来划分群丛，但保留根据各层的优势种来划分基群丛。按照裘-利耶(Du-Rietz, 1930)的意见，基群丛是每一层中都有相同优势种的那些稳定植物群落的总称。裘-利耶 (Du-Rietz, 1949) 在其关于瑞典沼泽植被的著作中，把地球全部沼泽植被作为泛群系 (panformation) 来研究，泛群系又分为一些总群系(main formation)，例如，新西兰沼泽总群系，北方沼泽总群系，等等。北方沼泽总群系又分为两个群系(formation)：高位沼泽群系(bog formation)和低位沼泽群系(fen formation)。群系再分为一些亚群系(subformation)，亚群系分为一些群属(alliance)。例如，亚群系 Eufuscion 分为两个群属：Ledo-Parvifolion (以 *Sphagnum parvifolium* 为特征优势种) 和 Eufuscion (以 *Sphagnum fuscum* 为唯一优势种)。群属分为一些群丛(association)，同时，

在每一群属中,划出潮湿低地群丛和干燥丘陵群丛。群丛分为一些亚群丛(subassocation)。例如,群属 Rubellion (根据 *Sphagnum rubellum* 这一名称改写)的低地群丛 Cuspidatetum, 分为三个亚群丛: (1) Eucuspidatetum (深低地阶段), (2) Magellanico-Cuspidatetum (不深低地的进展阶段), (3) Tenello-Cuspidatetum (不深低地的逆行阶段)。每一亚群丛再分为一些基群丛(sociation), 可是, 裴-利耶在这部著作中没有举出基群丛的例子。在上述的 1930 年的较早期著作中, 裴-利耶建议根据每一层的优势种来划分基群丛。例如, 中欧的有地衣层(*Cetraria islandica*)的各个牙疮植丛, 属于一个基群丛; 而有不同地被层的各个牙疮植丛, 则构成群丛。

B. B. 阿略兴从瑞典科学家那里借用基群丛的概念, 把黑果乌饭树松林群丛(Pinetum myrtillorum)根据某一苔藓种在苔藓层中占优势的原则分为两个基群丛: 基群丛 *Pinus silvestris*-*Vaccinium myrtillus*-*Pleurozium schreberi*, 以及基群丛 *Pinus silvestris*-*Vaccinium myrtillus*-*Hylocomium splendens*。

挪威科学家諾特哈根(Nordhagen, 1954)在斯堪的纳维亚的山地区域内描述了一个叫做 Loiseleurieto-Arctostaphylinion 的群属。这个群属的各个特征种是 *Arctostaphylos uva-ursi*, *A. alpina*, *Loiseleuria procumbens*, *Diapensia lapponica*; 这个群属的各个区别种(把这个群属同群属 Phyllodoce-Myrtillion 区别开来的种)是 *Juncus trifidus*, 很多地衣种以及某些苔藓。这个群属有两个群丛: *Arctostaphyletum uvae-ursi alpicolum* 和 *Loiseleurieto-Didpensietum*。諾特哈根在划分各个群属时完全根据布瑞-布朗喀的方法, 就是说, 根据特征种和区别种, 而不管这些种的数量如何, 但在确定群丛时已经在很大程度上考虑到优势度, 而在划分各个基群丛时则完全根据优势度。例如, 在群丛 *Arctostaphyletum uvae-ursi alpicolum* 中, 諾特哈根划分出三个基群丛: 以地衣和熊果占优势的基群丛, 以地衣 *Alectoria ochroleuca* 占优势的基群丛, 这两个基群丛之间的过渡型基群丛。

諾特哈根在很大程度上受到布瑞-布朗喀学派的影响; 而裴-利耶虽然在形式上也承认布瑞-布朗喀所理解的群丛, 但实际上仍然基本上根据优势种来划分群丛。虽然如此, 但在 1950 年的斯德哥尔摩植物学会议上, 裴-利耶指出, 20 多年来, 斯堪的纳维亚的概念和工作方法是当时布瑞-布朗喀和旧乌普萨拉学派的概念和方法的综合。

### 三、植物区系学学派

植物区系学学派(即布瑞-布朗喀学派)承认群丛是基本单位, 并为群丛作了一个仅仅根据植物区系特征的有些模糊的定义。

早在 1910 年, 佛劳和施略脱(Flahault u. Schröter)在写给布鲁塞尔会议的简要报告中, 就确定群丛为具有一定植物区系组成的植物群落。布瑞-布朗喀(Braun-Blanquet, 1951)也限于这个定义。可是, 根据这个学派的精神为群丛作出更完整的定义的, 是梅捷尔·德里斯(Meijer Drees, 1953); 按照他的意见, 群丛是可以根据植物种类组成(包括特征种和区别种)来辨认的植物群落。有人也提到群丛的抽象性

(Becking, 1957), 认为群丛是把很多群落的特征加以概括的结果。史加莫尼(Scamoni, 1955)指出, 遵循布瑙-布朗喀的原则, 必须认为仍然具有特征种(仅仅该群丛所特有或基本上是它所特有)的最低植被单位是群丛。这个学派划分比群丛更低的单位(亚群丛组、亚群丛、群丛变型), 已经不是根据特征种, 而是根据区别种; 最后, 相当于基群丛而为布瑙-布朗喀学派叫做群相(Fazies)的最低单位, 则是根据占优势的各个区别种之一来划分。

我们将提醒一下, 特征种是某一群丛的那些具有一定限度的种, 就是说, 特征种仅仅是该群丛所特有或主要是该群丛所特有的; 而区别种则是在很多相近的群落中并非出现于其中一切群落中而可以容易借以把各个相近群落彼此区分开来的种。同一群丛的各个亚群丛(subassociation)和各个群丛变型(variant), 通常是根据区别种来区别的。一个群丛再细分时所根据的各个区别种, 通常不是该群丛的专有种, 而是也出现在其他群丛中, 甚至出现在其他较大的植被单位中: 群属(alliance), 群目(order), 群纲(class)。

可以举出哈特曼(Hartmann)1938年描述的 *Lathyreto-Fagetum submontanum*, 来作为根据上述原则确定的群丛的例子; 这个群丛是在盐基丰富的基质上的低山部位的种类丰富的山毛榉林。这个群丛的特征种是 *Elymus europaeus*, *Cephalanthera rudra*, *C. grandiflora* 等等。这个群丛根据区别种分为四个亚群丛: (甲) *Allium ursinum* 和 *Corydalis cava*, (乙) *Elymus europaeus*, (丙) 无区别种的典型亚群丛, (丁) *Convallaria majalis* (Seamoni, 1955)。这样看来, 这个群丛的建群种山毛榉(*Fagus silvatica*)本身, 并不归于该群丛特征种之列, 也不归于该群丛区别种之列。应当指出, 在其中一个亚群丛(“丙”)中, 完全没有区别种, 因此, 该亚群丛就叫做典型亚群丛。我们还要指出, 这些特征种实际上在中欧的范围内基本上仅仅是这一个群丛所特有的, 而它的各个亚群丛的区别种则还在其他群丛中出现; 例如, 五月铃兰(*Convallaria majalis*)不但出现在山毛榉林的某些其他群丛中, 而且也出现在櫟林和鹅耳枥林的群丛中。连同 *Elymus europaeus* 一起属于亚群丛“乙”的区别种之列的 *Lathyrus vernus*, 不但出现在吐克逊(Tüxen)所描述的鹅耳枥櫟群丛 *Querceto-Carpinetum* 中, 而且也属于该群丛的一个亚群丛的区别种。

在布瑙-布朗喀植物区系学派的理解中, 群丛的内容比乌普萨拉学派的基群丛的内容大些; 但是正象乌普萨拉学派那样, 生境特征也没有包含在群丛的定义中。过低估价生境的作用以及仅仅强调植物区系组成, 使得对群丛的理解具有片面性, 并使得在草甸经营、森林经营等等中很难利用这样的材料。可是, 在植物区系学派的方法中, 也有一些优点。例如, 这个学派非常重视特征种, 它在确定群丛时, 不但根据优势植物, 而且根据虽然个体很少但不出超或几乎不出超该群丛范围以外的那些种。这种做法, 与 Л. Г. 拉孟斯基的确定种(дeterminант)有些相似(第108页), 具有自己的积极方面。植物区系学派所运用的多度(更准确地说是“多度-优势度”)和聚生度的数字等级制的简单明了, 以及地植物学高级单位命名中的一定完整性, 使得这个学派在法国、波兰、捷克斯洛伐克、德意志民主共和国、德意志联邦共和国和某些其他

欧洲国家內相当盛行。布瑞-布朗喀学派无论在較稳定(成熟、成型)和較不稳定(未成熟、短期)的群落中間,都經常确定群丛。在这一方面,这个学派同苏联学派有相似处,虽然划分群丛的原則在两个学派中是不同的。但是,这一点却是这个学派在更大程度上与乌普薩拉学派的区别所在;在乌普薩拉学派中,按照裘-利耶 (Du-Rietz, 1930) 的建議,基群丛和群丛仅仅在稳定群落中間划分,而对于易变的群落(杂草植丛、幼年生境上的不稳定植丛)來說,則必須拟定一些特殊的分类单位。不过,裘-利耶在較晚期发表的意见中,已經不再強調这一点。

根据特征种来划分群丛的原則,引起了很多反对意见,这样的反对意见最近10年来特別多。例如,艾欣格(Aichinger, 1954)在分析吐克逊(Tüxen, 1987)根据这个原則在德国西北部划分的各个群丛时,指出,这样的群丛常常不符合于在自然界中观察到的关系,因而未必可以作为經濟利用的基础。例如,吐克逊所描述的群丛 *Epilobium angustifolium*-*Senecio silvaticus* (混有森林千里光的窄叶柳叶菜植丛),是在三个完全不同的森林群丛(樺櫟林群丛、云杉林群丛、山毛櫟林群丛)的皆伐迹地上形成的。因此,对于林学家來說,这样的联合群丛沒有任何意义,而在有造林目的的制图时,必須把該群丛发育的三个类型都分別繪上。关于这一点,我們附帶提一下,在这个“群丛”形成的三个类型的每一类型中,土壤条件当然是不同的。因此,对于在群丛定义中也反映环境条件的苏联地植物学家來說,混有森林千里光的窄叶柳叶菜植丛至少是三个不同的群丛。

艾欣格指出,某些群落根本不能根据特征种来区分,例如,在皆伐的林隙地上发生并被利用于采集残落物的森林群落,就是如此。此外,艾欣格还列举了某些群落,它們可以根据特征种来区分,但不能根据优势种来区分。他认为多年生草本植物丰富的山毛櫟-冷杉-云杉混交林就是这样的群落。

加姆斯(Gams, 1954)指出,植被的植物区系学分类法“武断地”规定,哪些种必須在每一种情形下是特征种,哪些种是区别种。此外,这种分类法也不是不根据生活型来区分群落的(虽然是以隐蔽的方式这样做)。

布瑞-布朗喀系統受到 A. II. 謝尼闊夫(1956a)的剧烈批判。謝尼闊夫指出这个系統过高評价专有种的意义,而过低評价群落的一些其他特征;他指出,这样的片面态度是苏联地植物学家所沒有的。“要把一些植物群落归为一个群落型(归为一个群丛),这些植物群落在很多特征方面必須是相似的;这些特征綜合起来一起构成群丛的总特征(диагноз)。这就是說,植物区系組成、共有种(общий вид)的生活强度、植物群落发育的历史和趋势、各个植物种之間的数量相互关系以及能反映各种植物之間和植物群落与环境之間的相互作用的植物群落其他結構特征,都必須是相似的”(第581—582页)。謝尼闊夫把仅仅根据专有种这一特征的群落分类法,同林奈提出的根据雄蕊数目的植物人为分类法作了比拟。此外,他指出,因为布瑞-布朗喀认为,把各个不同群丛专有的种合并在自己内部的那些群落,是“植物社会学混合体”(социологическое смешение),所以这就导致人們在群落和植物种之間进行类比这一方面走得太远了。从布瑞-布朗喀的见解中可以得出这样的結論,“植物社会学混合

体”看来类似于种间杂种。可是,除了一些缺点以外,謝尼闊夫还指出布瑙-布朗喀系統的优点之一,即这个系統在确定群丛和其他植被单位时要求大量的詳細的群落描述来作为原始材料。

#### 四、外貌生态学(苏黎世)学派

这个学派沒有拟定自己特殊的群丛定义,可是它坚持,无论群丛和较高植被单位的确定,都不是“線性的”(линейное),象布瑙-布朗喀所做的那样,就是說,不是以一个特征为根据,而是“多次的”(многомерное),就是說,以很多特征为根据。在这一点上,苏黎世学派比任何其他学派都更加接近于苏联地植物学学派。苏黎世学派的代表人物之一加姆斯(Gams)在1954年写道,各个群落甚至在一个不大的植物区范围内所表现的多次的多样性,使得我們不可能把这些群落放入一个線性系統中。研究的目的在于用各种不同方法闡明这个多样性而不偏爱其中任何一种方法。

梅塞尔(Meusel, 1954)用下列三个問題頗为完整地表达了苏黎世学派的要求。

1. 必須注意到,任何植物群落都不是孤立的;应当永远仅仅在某一自然景观或景观部分的植被一般总体中来观察这个植物群落,在这个自然景观或景观部分中,該群落是局部的空間表现。

2. 必須在地理方面观察每一植物群落,就是說,确定該植物群落的区域地点。同时,研究构成群落的各个植物种的分布区譜,也具有同等重要的意义<sup>1)</sup>。

3. 必須把布瑙-布朗喀学派发展的南欧和中欧的植物群落系統,改成在最大程度上适于更广泛的利用。

植被有时非常复杂和多种多样,以致任何一个群落都不能在植被中占据某种显著的地段。在这样的情形下,根据特征种为群落划界,常常是完全不可能的,这一点使布瑙-布朗喀(Braun-Blanquet, 1951)有理由提到“植物社会学紊乱”(фитосоциологический хаос)。可是,对群落的多方面的多次的态度,即既考虑到群落的植物区系组成,又考虑到各个种之間的数量相互关系、这些种的生活型以及每一群落在生态系列和演替系列中的地位,——这种态度使我們能够看出在片面态度下表现为紊乱的地点的规律性。为了对用这种多方面方法划分的群丛和其他植被单位进行命名,苏黎世学派部分地使用早在老苏黎世-蒙彼利埃学派分开以前就采用的名称,部分地編造首先能反映某一个种或某些种在群落中的优势度的新名称。同时,不特別重視統一制定这些名称的原則,也不特別重視使这些名称符合植物区系学学派的群落志(Продромус)中列举的名称的原則,虽然在很多情形下,这样的符合仍然或多或少被遵守的。

佐勒的上述专题著作中举出的瑞士汝拉山脉的直雀麦群落的概述,可以作为例子。这种划分法完全不符合于在《群落志》中编写类似概述的布瑙-布朗喀和穆尔(Braun-Blanquet u. Moor, 1938)所建議的划分法。布瑙-布朗喀把这些群丛联合

1) 苏黎世植物学家佐勒(Zoller, 1954)关于瑞士汝拉山脉含有 *Bromus erectus* 的草甸的种类組成的专题著作,是一个群丛組的分布区学分析的例子。

成一个群属 *Bromion erecti* Br.-Bl. 1936, 这个群属后来直接合并于群綱 *Brometea-Festuco-Brometea* Br.-Bl. et Tx. 1943; 而在佐勒的划分法中, 我們既沒有看到群属 *Bromion erecti*, 也沒有看到群綱 *Brometea-Festuco-Brometea*。他先把瑞士汝拉山脈的一切直雀麦群落分为两个有地理內容的群相(Fazies), 就是說, 分为瑞士汝拉群相 (Jurassisch-helvetica Fazies) 和北瑞士斯瓦比亚群相 (Schwabisch-nord-schweizerische Fazies)。其次, 每一群相分为两个群落組: *Xerobromion* 和 *Mesobromion*; 两个群相都分为这两个群落組。布瑙-布朗喀把群属 *Bromion erecti* 分为群丛 *Xerobrometum* 和群丛 *Mesobrometum*; 而在佐勒的划分法中, 这两个名称都以“ion”为語尾, 但不把它们叫做群属。它们再分成一些群丛, 后来又分成一些亚群丛; 同时, 在两个地理群相中, 可能有同一些群丛, 但这些群丛具有-些不同的亚群丛。要为每一亚群丛列举植物种的典型組合, 这个典型組合是以恒有种名录和或多或少专有的种的第二名录为根据的。由此可见, 較为重視的不是专有种, 而是恒有种。

在任何地区的地植物学描述中, 苏黎世学派的代表人物常常完全不划分各个群丛, 而直接描述群落, 没有把这些群落归入某一单位; 这一点也是很多苏联地植物学工作的特征。

苏黎世学派頗为注意群落的层片壘結, 而且在某些著作中, 甚至透露出一种倾向, 即认为基本单位不是群丛, 而是层片, 特別是在描述草本群落和小灌木群落时更是如此。例如, 加姆斯(Gams, 1927)专门討論瑞士瓦里斯地区植被的专题著作, 就是如此。在美国科学家中, 多本迈尔(R. F. Daubenmire)也追随这个学派。他是苏黎世留贝尔地植物学研究所 1954 年出版的《植物社会学的迫切問題》論文集的作者之一; 这本論文集是該研究所所長留狄(Lüdi)主編, 其中也有艾欣格(Aichinger)、加姆斯、貴諾舍(Guinosche)、梅塞尔(Meusel)、諾特哈根(Nordhagen)、施威克拉特(Schwickerath)的論文。在編入这本論文集中的論文《植被的分类》中, 多本迈尔強調指出划分和研究較低的层片学单位, 即具有最大的生态均匀性、结构均匀性和群落学均匀性的結合(union)。結合是不大的植物群, 其中或者主要是一个种的个体, 或者是几个在生态上相似并属于同一个生活型的种的个体。多本迈尔引述李普马(Lippmaa, 1939)的意见; 后者表明, 各个結合是在頗大程度上独立分布的, 例如, 結合 A 可能在北坡上同 B+C 构成群丛, 而在南坡上同結合 D 构成群丛, 在平坦地点上同 E+D 构成群丛, 等等。每一个显著的結合总体将是一个群丛。

我曾經运用过把群丛确定为一些較小结构单位的总体的原則, 但我采取作为基础的不是“結合”, 而是小群聚。小群聚同結合的基本差异, 在于小群聚是整个群落水平分化的产物, 而結合是在每一层中单独划分出来的。只有在单层群落中, 結合和小群聚才是符合的。

## 五、英 美 学 派

这个学派, 就其广泛的内容來說, 就是說, 如果不再細分为各个較特殊的学派和

方向,則它的特征在于大多数科学家都在所謂頂极群落(climax community)和演替系列群落(seral community)或演替系列阶段(seral stage)之間划了一条明显的界綫。

同时,虽然頂极群落具体說来恰恰就是 B. H. 苏卡乔夫叫做根本群落(коренное сообщество)而我叫做成型群落(узловое сообщество)的那些群落本身,但英美科学家和苏联科学家对这些概念的解释是不同的。相同点仅仅在于无论英美科学家和苏联科学家都认为必須首先區別充分成型的稳定的群落和未充分成型的不稳定的群落。然而,植物群落稳定性这一概念本身的解释則完全不同。

我們將提醒一下,按照克列门茨的理解,頂极群落是稳定的、达到其发育終点的和今后只有在特殊外部原因的影响下才能改变而不是由于自己生活活动的結果而改变的那些群落。然而,苏联科学家把根本群落或成型群落的稳定性理解为相对稳定性,理解为发育的緩慢,而不是发育的完全停止,并认为,群落的变化經常在发生,而且是在外部原因和內部原因的极密切相互渗透的影响下发生的。

根据克列门茨(Clements, 1936)的定义,群丛是頂极群落的单位,它是在其优势种的組成方面和在这些优势种在群落结构中的位置方面都相似的那些頂极群落的总称。这个群丛定义接近于乌普薩拉的基群丛定义;但就其內容來說,英美学派的群丛不但比乌普薩拉学派的基群丛大得多,而且比乌普薩拉学派的群丛大得多。我們已經看到,裘-利耶(Du-Rietz, 1949)把群系分为一些亚群系,亚群系分为一些群属,而群属才分为一些群丛。但在英美学派中,群系通常直接分为一些群丛,而省去各个居間单位。此外,英美学派认为群系是非常大的单位。例如,北美洲的一切叫做普列利群落的草本植被地段,都属于一个群系——Grassland-formation。在这个群系的范围内,可以区分出这样的群丛: 湿度条件最好的真普列利群落(True prairie), 湿度条件中等的混交普列利群落(Mixed prairie), 极干旱的荒漠平原(Desert plains)。这三个群丛中的每一群丛,都仅仅以它所固有的一个或几个优势种为特征。例如,在真普列利群落中,占优势的是 *Stipa spartea* 和 *Sporobolus heterolepis*, 在混交普列利群落中占优势的是 *Stipa comata* 和 *Buchloe dactyloides*, 而在荒漠平原上占优势的则是 *Bouteloua rothrocki* 和 *Aristida divaricata*。但是,在一个群系的很多群丛中,通常有一个种(那怕只是一个种)出现在这一切群丛中,并且常常也在其中一些群丛中連同基本优势种一起占优势。例如, *Bouteloua gracilis* 既生长在真普列利群落中,又生长在混交普列利群落中,也生长在荒漠平原上;同时,在混交普列利群落中,这种植物的作用很大,在真普列利群落中的作用很小,而在荒漠平原上的作用則处于中間。在北美洲的普列利群落中,除了上述三个最普遍分布的群丛以外,还可以区分出几个群丛: 滨海普列利群落 (Coastal prairie), 加利福尼亞或太平洋普列利群落 (California prairie, Pacific prairie)等等共 8 个群丛(Weaver a. Clements, 1938; Clements a. Shelford, 1946)。北美洲的森林植被分为 7 个群系。一切的落叶林构成一个唯一的山毛櫟櫟林群系,其中再分为三个群丛: 群丛 *Acer-Fagus*, 群丛 *Quercus-Castanea* 和群丛 *Quercus-Carya*。当然,这些群丛比乌普薩拉地植物学

学派的群丛大得多。就其内容来说，这些群丛可能接近于布瑞-布朗喀学派的某些群丛，但是它们的划分原则完全不同。此外，英美地植物学家的群丛在大多数情形下，比苏联地植物学家的群丛大得多，这是因为前者仅仅根据占优势的种，而后者不但根据优势种，而且根据很多次要的种，以及根据群落结构和群落生境特征。

英国地植物学的创始人坦斯黎在其《植物生态学导论》(Tansley, 1946)中写道，植物群系是“植物群落的最大和最显著的类别。植物群系一般相当于在通常意义上被认为基本的显著的植被类型的那些植物群落”(第30—31页)。其次，他指出，一切群系的共同特点，在于每一群系的优势植物都属于特殊的生活型。由此可见，坦斯黎也象美国科学家那样，根据生态外貌特征来为群系下定义。至于群系以下细分的单位，则坦斯黎区分出群丛、单优种群丛和组合。群丛(association)按照坦斯黎的理解，是群系以下的最大单位，它的特征是某两个或某几个植物种占优势。如果一个唯一的种占优势，则这将是单优种群丛(consociation)(例如櫟林、山毛櫟林)。最后，组合(society)是群丛或单优种群丛内部的低级群聚。森林中的榆树组合，櫟林的潮湿部分中的桦树组合或松树组合，就是这样。极高度结构性的复杂组合型(在其结构上接近于单优种群丛)的特征，不但在于优势种，而且在于与整个群丛植物名录有显著区别的一定的次要种名录。例如，草原中间的有重粘土的潮湿地点上的灯心草(*Juncus*)组合，就是这样的复杂组合。这个组合在本质上已经是另一群系的片段。组合可能含有群落的一切层，或者仅仅限于一层或两层(层组合)(layer society)。最后，还可能限于群落季节性发育一期的季相组合(aspect society)。组合的概念也为美国地植物学家们所采用。组合同层片及小群聚有什么关系呢？组合并不永远符合于层片，因为组合可能由各个不同生活型构成，并包含几个层，例如，在櫟林中造成强烈遮阴因而也导致草本层组合改变的假悬铃木组合，就是如此。组合也不永远符合于小群聚，因为组合可能仅仅属于多层群落的一个层。此外，无论坦斯黎和美国地植物学家，都沒有考虑到群落整个是由各个组合构成的。组合仅仅在有些地点、即在有某些树群或小斑点的地点才能辨别出来。因此，组合不是整个群落分化的产物，这一点也不符合于层片和小群聚的一般定义。实际上，一些组合是层片，另一些组合是小群聚，而第三种组合是群落片段。

除了群丛、单优种群丛和组合以外，美国地植物学家们还在群系内部划分一些变群丛和局群丛。变群丛(faciation)是群丛的地理变型，它具有群丛的两个或几个优势种，但不具有群丛的一切优势种(Clements, 1936)。如果这样的变型仅仅有一个优势种，则它属于单优种群丛。最后，变群丛再分为一些局群丛(lociation)，就是说，分为一些在优势种的相对多度和组成方面彼此不同的局部单位。局群丛(变群丛和单优种群丛有时也是如此)就其内容来说或多或少符合于苏联地植物学家的群丛。以上就是英美学派所采用的顶级群落分类。

至于演替系列群落或演替系列阶段，则它们有自己的特殊的单位系统；而且，演替系列群丛(associates)就内容来说符合于顶级群落的群丛，演替系列单优种群丛(consociates)符合于单优种群丛，演替系列局群丛(locies)符合于局群丛，等等。例如，

在落叶林群系中,除了山毛櫟-槭林群丛、栗-櫟林群丛和山核桃-櫟林群丛以外,还可以再区分出松林演替系列群丛,它出现在受火影响的地点。

还必须提到英美学派的一个方向,这个方向在某种程度上接近于 Л. Г. 拉孟斯基的观点。这个方向包括下列的科学家:格里逊(Gleason, 1939),提出了他的“群丛个体性”(the individualistic concept of plant association)的概念;克提斯(Curtis, 1955)等人发展了植被“連續性”(continuum)的观念;威帖克(Whittaker, 1953, 1956),认为在植被的结构中具有首要意义的不是群落,而是种群(population),即个别种的全部个体。贯穿在这些著作中的一个基本思想,是拒绝把有很多不同过渡型群聚的五光十色的植被硬套入有限数目的非常显著的植被型或群丛中。按照这些科学家的意见,这样的五光十色不但是演替系列群聚所具有的,而且是表现为“各个种群的动态平衡”(Whittaker, 1953)的顶极群聚所具有的。最具独创性的美国科学家之一伊格勒(Egler),也附和格里逊、克提斯和威帖克的意见;他既不采用“群丛”的概念,也不采用“演替顶极”的概念。凯恩(Cain, 1947)采取较温和的立场;他否认群丛的客观真实性,因而在这一方面同意格里逊,但是此外,他指出,采用群丛作为类型学单位,可能是有益的。可是,凯恩警告:必须记住,群丛(群落型)是对于某种具有无限变异性和平综性的事物的“形而上学趋近”。这一切观点在某种程度上符合于苏联地植物学家 Л. Г. 拉孟斯基的立场。同时,如果说,格里逊、克提斯和伊格勒的观点较接近于拉孟斯基在其较早期著作中的观点,那末,凯恩的意见则接近拉孟斯基最近的意见;最近,拉孟斯基开始认为有可能划分出一些接近于群丛的类型学单位。值得注意的,在较早期的著作中,拉孟斯基也提到“可动平衡”(подвижное равновесие),这一点非常类似于威帖克所指的各个种群的动态平衡。

上面已经指出,对連續性和間断性的統一性的辯証法的不了解,是强调植被連續性的整个这一学派的共同错误。然而,如果深刻理解这样的统一性,那末,各个群落之間在空间和时间上的起伏转变,就不能妨碍划分类型学单位(群丛),并承认它们的真实性。此外,这一点也不妨碍承认群丛(正象任何其他类型学单位那样)所固有的个别和一般、具体和抽象的统一性。

英国科学家格里格-史密斯(Greig-Smith, 1957)在其值得注意的著作《数量植物生态学》一书中,非常接近于理解植被单位的具体性和抽象性的统一性。可是,格里格-史密斯既然不是一个辩证法学家,所以不能表达这种统一性。在第六章中,他提出一个问题:植物群落是不是抽象的?在尝试解决这个问题时,格里格-史密斯首先引述了曾经论证植被連續性(continuum)的格里逊的说法。格里格-史密斯写道,这种观念后来为克提斯、威帖克、吉尔伯特(Gilbert)、特列斯纳(Tresner)等人所补充和发展。此外,也有人提出了相反的观点,把群落解释为有机体(Clements)或“拟有机体”(Tansley)。从这种解释,必然要承认各个群落之間的或多或少显著的界线,而这一点是不符合于群落連續性理论的。不过,格里格-史密斯说道,可以不同意把群落解释为有机体,而承认各个群落之間由于环境因素的間断性而存在着界线。其次,该作者举出顾达尔(Goodall)的意见,后者认为,如果群落是真实的,那末,它在自己

边界的范围内应当具有一定的均匀性，而实际上，完全的均匀性从来不存在。但是，顾达尔仍然认为，均匀性在某一“地段”(stand)上可能比在各个不同地段上大些。格里格-史密斯也同意这一点；他在本质上用“地段”这一语来替换“群丛”这一语，因而承认了群丛的真实性，承认了在群丛中除了抽象性以外还有一定的具体性。在结语中，格里格-史密斯仍然指出，植被单位真实性的問題仍然在某种程度上沒有解决。

## 第二节 群丛的命名

在苏联地植物学学派中通常运用两种群丛命名方法。第一种方法是使用拉丁双名，例如，*Pinetum hylocomiosum* (真藓松林), *Fagetum asperulosum* (车叶菜山毛櫟林)，等等。为了正确编写拉丁双名，必須在語根后加上語尾“etum”和“osum”，而語根則是根据它們的第二格并去掉由格所形成的語尾而确定的。在某些情形下，如果双名不能充分表示某一群丛，则采用三名法，有时也采用四名法，例如：*Betuletum mixto-herbosum* (含有混合草被层的樺林), *Piceetum sphagno-herbosum* (泥炭藓多草云杉林)。我們在这里将不分析一切类似的情形，而建議对这个問題有兴趣的人参考 Г. В. 多姆拉切夫(Домрачев, 1936)的論文《植物群落学的拉丁命名法》。

群丛命名的第二种方法，通常是列出逐层的最主要的优势种，例如：群丛 *Pinus silvestris-Vaccinium myrtillus-Hylocomium splendens* (含有苔藓层的黑果乌饭树松林)。然而，如果各层在群落中表现得不显著，则可以把优势种写在第一位，而把亚优势种写在第二位，例如：群丛 *Stipa capillata + Artemisia campestris*，或者用两个同等重要的优势种的名称来命名，例如：群丛 *Stipa sareptana-Artemisia Lessingiana*。

如果在植物名称前写上“+”号，则这意味着，該种在群落組成中的参加度比写在它前面的那个种小些。然而，如果两个种的名称用“破折号”联結起来，则这意味着，这两个种在群落組成中的参加度大致相同。后一种情形通常是指群落的各个不同层的优势种。

在地植物学工作中，較常采用在群落名称中列举建群种和亚建群种的方法(俄国瑞典方法，Быков，1957)。在这种情形下，各个不同层的优势种用破折号联結起来，而同一层(例如草本层)中的优势种则用加号联結起来。

乌普薩拉学派在基群丛命名时采用列举占优势(逐层)的种，而在群丛名称中则通常使用語尾“etum”。

英美学派在群丛名称中列举該群丛的优势植物，并常常只举出它們的属名，例如：*Pinus-Juniperus ass.* 或 *Stipa-Bouteloua ass.* 后一群丛也叫做混交普列利群落(Mixed prairie)。

最后，布瑙-布朗喀学派和苏黎世学派在群丛命名上并不遵循任何一个原則。它們或者列举优势植物，例如 *Arrhenatherum-Narcissus tazetta ass.*，或者根据一个完全占优势的种来为群丛命名，例如 *Elynetum, Curvuletum* (或 *Carex curvula*)，

Caricetum elatae, Cortula arenicola-Assoziation, 等等。有时,在名称中含有生态因素;例如,在阿尔卑斯山描述了群丛 *Xerobrometum* 和群丛 *Mesobrometum*。第一个名称适用于含有 *Bromus riparius* 和 *Brachypodium pinnatum* 的較旱生群聚,第二个名称适用于这些种和其他种之間的比例不同的較中生的群聚。

至于为更高級的地植物学分类单位制定名称,則这个学派也沒有任何共同采用的原則。不过,布瑙-布朗喀学派嘗試遵循某种統一的原則,建議提出一个既适用于群丛也适用于較大单位的命名系統。关于这一点,我們将在地植物学高級分类单位一章再来討論。我們还要指出,根据布瑙-布朗喀的創議,建議在群丛或其他地植物学单位的名称后面加上第一次加以描述的科学家的姓名,有时还加上这个单位第一次被描述的年代。在这一方面,布瑙-布朗喀遵循了在植物和动物分类学中很早就公认的規則,我們將举出例子:

- (1) *Asplenium ruta-muraria-Asplenium trichomanes* ass. Tx. 1937;
- (2) *Alnetum incanae* Aichinger et Siegrist 1930。

在第一个例子中,群丛是吐克逊(Tüxen)在1937年描述的,在第二个例子中是艾欣格和西格里斯特在1930年描述的。

群丛的名称常常以“etum”为語尾,而亚群丛的名称常常以“etosum”为語尾,例如,群丛 *Querceto-Carpinetum* Tx. 1930, 亚群丛 *Querceto-Carpinetum luzuletosum*。

在为群丛和其他植被单位制定名称时,应当注意下列一点:这些名称不要过于累贅,它們要为生产工作者(农学家、林学家等等)所容易了解。因此,除了拉丁名称以外,还必須制定較通俗的名称。在很多情形下,还可以有效地使用植物群聚的当地俗名,例如“波尔型”(松林)、“苏波尔型”(混交松林)、“格魯得型”(櫟林)等等。

苏联地植物学家常常在群丛名称中反映出植物的某些經濟类别和生物学类别在該群丛中的优势情况,并在括号中列举基本种的拉丁名称。例如:灌木杂类草禾草群丛 (*Bromus inermis* + *Agropyrum repens* + *Festuca sulcata* + *Galatella glabra* + *Artemisia austriaca*-*Spiraea hypericifolia*)。这里,在本国名称中,占优势的植物类别,即禾本科植物,放在最后。优势植物类别或优势植物在群丛的本国名称中放在最后的原则,是苏联科学院柯马罗夫植物研究所采用的,該研究所連同森林研究所和护田造林問題綜合科学考察队联名发表的《地植物学研究簡明指南》(1952),也加以推荐。例如,“針茅羊茅”群丛的名称表明,其中占优势的不是針茅,而是羊茅。

可是,有一些地植物学家,例如 И. А. 察岑金,則认为优势植物应当放在群丛名称中的第一位,就是說,我們所举的这个群丛应当叫做羊茅針茅群丛。察岑金用詞源学的理由来解释他的建議。这个問題需要进一步討論。

小群聚表现得非常显著的那些群丛,需要有特殊的符号。E. M. 拉甫連科 (Лавренко, 1951, 1952) 把这样的群丛叫做鑲嵌性群丛,并为它們制定复合名称,其中列举了各个最主要小群聚的建群种。例如, *Cleistogenes squarrosa* + *Stipa gobica* + *Allium mongolicum* || *Caragana pygmaea*-*Cleistogenes sinensis* 这一名称表明,

在这个群丛中有两个表现得非常显著的小群聚：其中一个以 *Cleistogenes squarrosa* 占优势，并混有针茅和蒙古葱，在第二个小群聚中，*Caragana pygmaea* 和 *Cleistogenes sinensis* 占同样优势。

上面已經指出，必須把“小群聚”这一概念同作为分类单位的“小群聚型”这一概念区别开来。小群聚型，即小群丛，可以同作为植物群落单位的群丛相比拟。小群丛是根据特征总体(совокупность признаков)而确定的，应当根据优势种和确定种来表达它們。例如，小群丛 *Larix dahurica*–*Vaccinium vitis idaea* + *Pirola incarnata* 是我在阿穆尔州的一个森林群丛中，即在落叶松泰加群落地点上受到火烧和采伐以后产生的落叶松樺林中，所描述的小群聚型之一(Ярошенко, 1958)。

## 第六章 植物群落的高級分类单位

在地植物学中，采用一定的分类单位系统，这个系统在一定程度上（但当然不是完全）类似于种、属、科和其他分类单位。例如，类似的群丛合并成群丛组，群丛组合并成群系，其次是群系组、群系目、群系纲，最后是植被型。A. II. 伊里因斯基所拟定的地植物学分类系统，就是这样的形式，他起初（Ильинский, 1935）把这个系统叫做“植物区系外貌”分类系统，而后来（1935a）把它叫做“形态学”分类系统，就是说，主要是以群落的结构为基础的分类系统。伊里因斯基的分类法在很大程度上是德国植物学家狄尔斯（Diels, 1929）的系统的进一步发展。作为这个系统的基础的，是植物群落的三个主要特征：（1）某些植物生活型的优势，（2）群落的空间结构（成层现象的特征），（3）群落的时间结构（季节性节律）。伊里因斯基极其重视后一因素，就是说，重视群落的季节性节律的特征；例如，在他看来，这个特征是区分两个大的植被型——森林和雨林时的最重要特征之一。

伊里因斯基指出，他的分类法只涉及“根本群丛”，就是说，只涉及我所说的成型群落。

我们将举出 A. II. 伊里因斯基所采用的森林植被型（Drymion）的分类，来做为例子。这个植被型分为几个群系纲，其中包括，例如，寒季落叶夏绿林群系纲（Therodrymion）。

在欧亚大陆的温带内，这一群系纲包括下列的群系目：栗林（Castanetalia），山毛櫟林（Fagetalia），櫟林（Quercetalia）。

可惜，伊里因斯基的分类法只全部划分到群系纲，他没有把一切群系纲进行更下面的细分。这个分类法如下：

雨林植被型——Hylaeion

第1纲 Euhyllaeion——热带雨林；

第2纲 Hylaeion cataclyticum——浸水热带雨林；

第3纲 Nephelohylaeion——热带高位山地半雨林；

第4纲 Hylaeion hypotropicum——亚热带雨林；

第5纲 Hemihylaeion hypotropicum——亚热带半雨林；

第6纲 Hemihylaeion hypoantarcticum——亚南极带半雨林；

Klysmoeionion 植被型——每昼夜浸水海滨植被<sup>1)</sup>

Oreithalion tropicum 植被型——热带高位山地植被

森林植被型——Drymion

1) 在 A. II. 伊里因斯基的分类法中，没有第7纲和第8纲。

第9綱 *Tropodrymion tropicum*——热带旱季落叶林;  
 第10綱 *Aeichlorodrymion*——热带亚热带常綠林;  
 第11綱 *Pitydrymion tropicum et hypotropicum*——热带亚热带針叶林;  
 第12綱 *Therodrymion*——寒季落叶夏綠林;  
 第13綱 *Theropeucedrymion*——針叶闊叶混交林;  
 第14綱 *Orocondrymion*——亚热带暖温带山地針叶林;  
 第15綱 *Xeropitydrymion hyperboreus*——草原帶和森林草原帶的松林和落叶松林;  
 第16綱 *Peucedrymion*——寒温带針叶林;

薩王納植被型——*Dendropoion*

第17綱 *Tropodendropoion*——热带薩王納植被或真正薩王納植被;

干旱疏林植被型——*Sporadoxerodrymion*

第18綱 *Sporadoxerodrymion tropicum*——热带疏林(卡汀珈群落);

第19綱 *Sporadoxerodrymion hypotropicum*——亚热带疏林;

灌木植被型——*Thamnion*

第20綱 *Aeichlorothamnion*——常綠灌丛;

第21綱 *Acanthothamnion*——多刺灌丛;

第22綱 *Ptenophyllothamnion*——旱季落叶灌丛;

第23綱 *Therothamnion*——冬季落叶灌丛;

禾草型植被型——*Poion*

第24綱 *Hygropoion*——湿生高禾草群落,大部分每年有一休眠期;

第25綱 *Mesopoion*——杂类草中生禾草群落,大部分每年有一休眠期;

第26綱 *Xeropoion*——旱生禾草群落,大部分为矮草,有两个明显的休眠期;

半荒漠植被型——*Hemieremion*

第27綱 *Hemieremion pedium*——平原半荒漠;

第28綱 *Hemieremion oreitallum*——高原和山脊半荒漠;

佛利干那植被型——*Phryganion*

第29綱 *Phryganion*——佛利干那群落(有刺常綠灌丛);

荒漠植被型——*Eremion*

第30綱 *Ephemeroeremion*——短生植物荒漠;

第31綱 *Psammoeremion*——砂漠;

第32綱 *Chomoeremion*——砾质荒漠;

第33綱 *Haloeremion*——盐荒漠;

第34綱 *Succulentoeremion*——肉质植物荒漠;

冻原植被型——*Crymion*

温带和高緯度地帶的高位山地植被型——*Coryphion*

欧石南灌丛植被型——*Ericion*

低位沼泽植被型——*Phorbia*

高位沼泽和大气供水沼泽植被型——*Hygroosphagnion*

海洋植被型——*Thallassion*

伊里因斯基的分类法不可认为已經充分完善,它还有一些重大的缺点。例如,我

們在其中看到 *Hygropoion* 和 *Mesopoion* 这兩綱，它們相當于草甸，並連同 *Xeropoion* 一起屬於禾草型植被型 (Poion)。可是，除了這一植被型以外，我們還看到 *Coryphion* 這一植被型，即溫帶和高緯度地帶的高位山地植被型。試問，亞高山草甸的禾草變型屬於哪一植被型：屬於 Poion 植被型或 *Coryphion* 植被型？這兩個植被型都是人為的。Poion 植被型是經不起批判的，因為它包括了在季節性節律、結構和生活型上都彼此有顯著區別的草甸和草原，而這些特徵恰恰是伊里因斯基認為必須作為分類法的基礎的。此外，在草甸和草原上，占優勢的未必僅僅是禾本科植物。例如，在中亞細亞和高加索描述的“膠黃薑草原”上除了禾本科植物以外，多刺的墊狀的膠黃薑也起着優勢作用。*Coryphion* 植被型也劃分得不徹底因為它包含了一些完全不同的植被類型：一方面是亞高山高草群落，另一方面是高山五花草甸。伊里因斯基不是根據植被本身的特徵，而僅僅是根據地帶性特徵，來劃出這一植被型的；這當然是不正確的。在莫斯科植物群落學命名委員會所擬定的《植被分類方案》(Алексин, 1938a) 中，可以找到稍微不同的進一步細分的例子。這裡採用的單位範疇，同伊里因斯基所採用的一樣，僅僅完全取消了“群系目”，就是說，把“群系綱”直接分為一些“群系組”。一切單位的命名原則也與伊里因斯基的原則有所不同。例如，基群丛 *Pinus silvestris*-*Vaccinium myrtillus*-*Hylocomium splendens*，屬於群丛 *Pinus silvestris*-*Vaccinium myrtillus*-*Hylocomia*，後者則屬於群丛組 *Pineta silvestris* *hylocomiosa*。再往上是：群系 *Pineta silvestris*，群系組 *Aciculisiae* (針葉林)，群系綱 *Aciculilignosa* (針葉木本植被)，最後是植被型 *Lignosa* (木本植被) (在伊里因斯基的方案中，木本植被有好几个植被型)。

這個分類法遵循布羅克曼-耶羅什和留貝爾 (Brockmann-Jerosch u. Rübel) 早在 1912 年就建議的劃分四個基本植被型的方法：*Lignosa* (木本植被)，*Herbosa* (草本植被)，*Deserta* (荒漠植被)，*Errantia* (懸浮於水中、土壤中和空氣中的有機體群聚)；此外，這個分類法也在某種程度上發展了留貝爾在 1930 年建議的把全部植被劃分為 28 個群系綱方法。

布瑙-布朗喀 (Braun-Blanquet) 學派採用的純粹植物區系學系統，主要不是根據結構外貌原則，而是根據特徵種。從群丛開始，這個系統的往上的各個單位是：群屬 (alliance, Verband)，群目 (ordre, Ordnung)，群綱 (classe, Klasse)。有時，在群丛和群屬之間還加入群丛組和亞群屬，但已經不是根據特徵種，而是根據區別種來劃出的。我們將舉出例子。

中歐很普遍的櫟鵝耳櫟群丛 (*Querceto-Carpinetum*)，屬於鵝耳櫟林群屬 (*Carpinion*)，而後者屬於山毛櫟林群目 (*Fagetalia*)，該群目本身則屬於櫟山毛櫟林群綱 (*Querceto-Fagetea*)。

中歐的南坡鈣質土上的石蚕植丛 (*Teucrium montanum*)，屬於群丛 *Xerobrometum*，該群丛屬於群屬 *Bromion erecti*，該群屬屬於群目 *Brometalia erecti*，而該群目則屬於群綱 *Brometea-Festuco-Brometea*。

這樣一來，我們看到，群丛的名稱常常以“etum”為語尾，群屬的名稱的語尾是

“ion”，群目是“italia”，群綱是“etea”。

在史加莫尼 (Scamoni, 1955, 第 150—151 页) 的“导論”一书中举出的群綱 Brometea-Festuco-Brometea Br.-Bl. et Tx. 1948 以及該群綱中的各个群目、群属和群丛的特征种名录中, 可以看出, 这个群綱是根据直雀麦 (*Bromus erectus* = *B. riparius*) 的名称而命名的, 但雀麦本身并不在該綱的特征种之列, 它仅仅是群目 Brometalia *erecti* Br.-Bl. 1936 和群属 *Bromion erecti* Br.-Bl. 1936 的特征种。雀麦也不在群从 Xerobrometum 的特征种之列。这样看来, 虽然植被单位的划分在这里似乎仅仅根据特征种来进行, 但实际上并不是这样, 因为单位的命名是划分这些单位的极重要因素之一。我們还将指出, 在根据这种雀麦名称而命名的群从 Xerobrometum 中, *Bromus erectus* 本身不但不是特征种, 而且常常在該群丛中不占优势, 而让位于石蚕。可是, *Bromus erectus* 是在这个群丛的恒有种之列, 就是說, 它出现于該群丛的大多数地段上。由此可见, 这个群丛的名称不是根据特征种, 也不是根据优势种, 而是根据恒有种来确定的。这一切再一次証明, 布瑞-布朗喀学派根本不采用它自己建議的根据特征种来划分基本单位的原則。

群系、群系綱、植被型完全不列入植物区系学学派的单位系統中。可是, 在很多情形下, 該学派采用的各个单位的內容也符合于以群落結構外貌特征为基础的那些植被分类系統的群系、群系綱和其他单位。

植物区系学的群落分类系統有頗多的贊同者, 主要是在西欧, 以及部分地在中欧; 但这个分类系統也有不少的反对者。結構外貌分类法也是广泛被采用的。这样的分类法很多, 而且它們都在某种程度上具有相似的特点。B. B. 阿略兴在其出过好几版的植物地理学教科书中采用的分类系統, 就是較新的这种分类法之一。这个分类系統的基础, 是布罗克曼-耶罗什的最后一个分类法 以及《苏联世界大地图集》(BCAM) 中的地球植被图上所采用的分类法。B. B. 阿略兴采用的整个分类法如下:

1. 群系綱 Pluvilignosa——常雨木本群落。

群系組 *Pluvisilvae*——常雨林。

群系組 *Pluviifruticeta*——常雨灌丛和紅树植被。

2. 群系綱 Laurilignosa——照叶木本群落。

群系組 *Laurisilvae*——照叶林。

群系組 *Laurifruticeta*——照叶灌丛。

3. 群系綱 Hiemilignosa——雨綠木本群落。

群系組 *Hiemisilvae*——雨綠林。

群系組 *Hiemifruticeta*——雨綠灌丛。

4. 群系綱 Durilignosa——硬叶木本群落。

群系組 *Durisilvae*——硬叶林。

群系組 *Durifruticeta*——硬叶灌丛。

5. 群系綱 Aestilignosa——夏綠木本群落。

群系組 *Aestisilvae*——夏綠林。

群系組 *Aestifruticeta*——夏綠灌丛。

6. 群系綱 *Aciculilignosa*——針叶木本群落。

群系組 *Aciculilignosa*——針叶林。

群系組 *Aciculifruticeta*——針叶灌丛。

7. 群系綱 *Ericilignosa*——欧石南木本群落。

群系組 *Ericilignosa*——欧石南灌丛(欧石南蕪原)。

8. 群系綱 *Hiemiduriherbosa*——薩王納植被(雨綠旱生草本群落)。

9. 群系綱 *Aestiduriherbosa*——草原(夏綠旱生草本群落)。

10. 群系綱 *Pratoherbosa*——草甸(中生較高草草本群落)。

11. 群系綱 *Frigidohumiliherbosa*——高山冻原矮草草本群落。

12. 群系綱 *Emersiherbosa*——草本沼泽(湿生草本群落)。

13. 群系綱 *Sphagniherbosa*——泥炭藓(高位)沼泽。

14. 群系綱 *Submersiherbosa*——水下草本群落。

15. 群系綱 *Aquerrantia*——水面漂浮或空中悬浮的植物群落。

16. 群系綱 *Eubryosa*——苔藓冻原。

17. 群系綱 *Lichenosa*——地衣冻原。

18. 群系綱 *Siccideserta*——干荒漠。

19. 群系綱 *Frigorideserta*——寒荒漠。

这个分类系統具有这样的特点：其中也象留贝尔 (Rübel, 1930) 的分类法中那样，沒有植被型，最高单位是群系綱。

在这个分类系統中，并不是一切群系綱都再細分为各个群系組。固然，在教科书的正文中，例如，我們在第 9 群系綱(草原)的范围内看到了苏联北方和南方草原、匈牙利普施塔群落、北美普列利群落的描述，但沒有給予这一切类型以一定的分类学意义，就是說，它們沒有被列为各个群系組或任何其他单位范畴。同 A. II. 伊里因斯基的分类法比較起来，这个分类系統具有某些优点。例如，草原和草甸在这个分类系統中都划分得較为清楚，而冻原的苔藓群落和地衣群落也分开划出。但是，此外，这个分类系統也有很多缺点。例如，乔木群落和灌木群落划分得过于严格，虽然在某些情形下(例如对于紅树植丛來說)，这样的划分是不恰当的。第 11 群系綱(高山冻原矮草草本群落)就其組成來說是非常不均匀的。这一綱中既有高山草甸，也有高山五花草甸，甚至有悬崖垫状植物群落。在高位山地植被的分类学地位方面，无论 A. II. 伊里因斯基的分类法和 B. B. 阿略兴的分类法，都是不能令人满意的。

B. P. 威廉斯提出的“植物群系”分类法，值得頗大的注意。在《土壤学》的第一篇中，威廉斯提出了“陆生植物群系的基本类型”的方案，这一方案是以这些类型的水分状况的特点为根据的；在其后来的著作《耕作学及土壤学原理》中，威廉斯提出“陆生植物的植物群系”的方案，这一方案則是以另一种特征，即以土壤中有机物质为某些低等非綠色有机体所分解的过程的特征为根据的。威廉斯的这两种方案相互补充，因此，可以很适当地把它們当做一个联合方案，这个方案的內容如下。

**木本植物群系。**具有这样的基本特点，即木本植物的死残体經常使土壤上层增加丹宁物质的含量，而丹宁物质則排除了細菌发育的可能性。因此，在木本植物群系

的上层土壤中，有机物质不发生細菌性分解，而发生好氣的真菌性分解。然而在森林土壤的下层中，则观察到嫌氣細菌的发育。至于水分供应在全年內的不間断，也是木本植物群系的特征。

由于水分状况的特征不同，木本植物群系再分为两类：

(甲)热带和亚热带森林的植物群落。植物的水分供应在全年內不間断；

(乙)温带的針叶林和落叶林的植物群落。水分供应仅仅在冬季期間內減少，但不停止；植物的水分供应在春季、夏季和秋季都很均匀。

草甸草本植物群系。稠密草丛的形成以及土壤的高湿度，在这种群系的土壤中为嫌氣細菌的越来越占优势創造条件；而好氣細菌則处于从属的地位。草甸、草甸沼泽和草甸草原的植物群落的水分供应的特点，在于水分供应仅仅在冬季期間內中断。在夏季，植物的水分供应很困难，但这时候仍然不中断。冬初，当稳定結冻来临时，陆生植被由于土壤的生理干旱而死亡。

草原草本植物群系。土壤湿度在夏季的不足，引起土壤通气作用的提高，这一点使好氣細菌在有机物质分解中的作用越来越大。水分供应仅仅在冬季和夏季中断。在夏季，陆生植被由于土壤的物理干旱而死亡。

可是，必须附带說明，威廉斯对草原植物群落的理解，与我們通常所理解的稍微不同。例如，他把針茅草原列入草甸草原，而把典型草原理解成含有蒿类的群落，就是說，理解成地植物学中通常列入半荒漠或甚至荒漠的那种群落。

荒漠植物群系。正象威廉斯所指出的：在这里，“……制造有机物质的有机体的作用，順序属于化能营养細菌和藻类，而破坏这些有机体死残体的有机体的作用，也以同样的順序属于两类細菌和真菌”。我們將指出，威廉斯把荒漠植物群系仅仅理解成完全沒有高等植物的那种群系。

威廉斯认为，寒荒漠和热荒漠的植物群落的水分状况，在于其植物的水分供应在全年期間內中断了好多次。

可是，应当指出，与其說威廉斯把上面列举的“植物群系”理解成群落单位，不如說他把它们理解成层片单位，例如，他指出，任何植物群落都含有一切“植物群系”的代表。

因此，我們看到，上述的威廉斯方案仍然未必在充分程度上是植物群落本身的分类法。虽然如此，但无疑的，它可以作为进一步深入拟定群落分类法的基础。

这里所討論的一切地植物学高級单位系統的共同缺点，在于它們虽然在某种程度上反映各个植物群落的相似性和区别，但沒有充分考慮到它們的起源或发生。例如，同一些植被型和同一些群系綱，都可能既出现于欧亚大陆，也出现于美洲，既出现于北半球，也出现于南半球；但它們在发生上是彼此无关的，虽然在相似气候条件下进行的发育过程中，它們获得了显著的生态植物群落学相似性的特点。可是，它們的种类組成是非常不相似的。例如，欧亚大陆草原和北美洲某些草原类型(普列利群落)就是这样；它們沒有共有种，而共有属也很少，但是，它們的生态植物群落学(生态和结构)相似性很大，以致必须看作趋同现象。南美洲含有大型仙人掌和龙舌兰的某些

荒漠类型的植被，以及非洲含有大型肉质植物和象仙人掌、大戟 (*Euphorbia*) 那样的有刺植物的某些荒漠的植被，也是相互趋同的；这两个类型的起源彼此完全沒有关系，但是在相似气候条件下发生的。

在地球的一些彼此隔离和远隔的地点上，有一些植物群落不但在生活型組成上，而且在分类学組成上是相似的，例如，它們具有共同的优势植物属和某些共有种；这时候，人們可能提出另一种解释。例如，北美洲和欧亚大陆上的由櫟属的一些夏綠种构成的森林，就是这样。可以认为，这样的森林具有共同的起源，虽然这是遙远过去的事情（当时，欧亚大陆和北美洲大陆是連在一起的）。

科学家面临一項拟定植物群落发生分类法的任务，就是說，拟定一个植物群落分类系統，这个系統把某些群落合并为某一单位，因而反映这些群落起源的共同性。拟定这样分类法的最初嘗試之一，是 A. И. 列斯科夫 (Лесков, 1943) 作出的。列斯科夫在其系統中保存了群丛、群丛組、甚至群系。这些单位是根据生态植物群落学特征，而首先是根据建群种和优势种而划分的；按照列斯科夫的意见，这些单位充分反映合并于其中的各个群落的起源共同性。可是，較高的单位就不是这样。列斯科夫在規定高級单位时，已經是考慮到在地理意义上的起源共同性了。例如，他所提出的单位之一是欧洲地中海冷杉林群系組。这个群系組連同欧洲地中海的山毛櫟林、鵝耳櫟林和櫟林的各群系組，一起合并成欧洲地中海森林群系綱，这个群系綱本身又合并于泛北极森林植被型。

列斯科夫建議的拟定“植物群丛自然系統”的原則，引起了很多的重要批判意见 (Сукачев, 1944; Афанасьев, Бильте, Брадис, Гринь, 1956; 等等)。首先引起怀疑的，是在規定群落发生分类系統的各个高級单位时是否可以象列斯科夫建議的那样，以建群种和优势种的組成以及地理共同性为基础，而沒有同时考慮到相邻的、甚至在建群种和优势种方面完全不相似的植物群落的影响。例如，不可以把某些森林群系的起源和演化，与同它們經常伴生的草本群系割裂开来。

人們还提出过制定群落发生分类法的其他原則。例如，B. B. 索恰瓦从 1944 年起就开始拟定的原則，是最深刻和全面的。但是，关于这一点，我們将在下面有关植物的時間变化一章的結尾来討論。现在我們將仅仅指出，索恰瓦的原則，也象列斯科夫的原則一样，规定在植被发生分类系統中保留通常所理解的群丛、群丛組和群系这样的单位。只是在較高单位的等級中，才有新的內容。

# 第七章 不同植被类型中植物群落分类的特点

## 第一节 林型学历史

我們已經看到，植学群落分类法应当建立在把群落理解为有机体和环境的统一的基础上。除了把这个原則当作基础以外，我們还应当考慮到各个不同植被类型（森林、草原、草甸等等）所具有的某些典型特点。在这些类型的每一个类型中，群落分类法将具有某些特点。这样的分类法的基础已經在森林群落方面极詳尽地拟定出来，因此，我們將較詳細地討論它們。

林型学的发展应当认为是从十九世紀80—90年代內开始的；那时候，即1889年，著名的俄国林学家 H. K. 金科(Генко)第一次描述了各种林型，并且利用当地的一些俗名：波尔型(松林)，格鲁得型(櫟林)等等。后来，林型学已經开始在森林經理中应用得相当普遍。这里首先是指 I. I. 顾托罗維奇(Гуторович)的工作，他划分并描述了前沃洛格达州的范围內的9个最普遍的林型。顾托罗維奇把自己的研究工作发表于1897年的《森林杂志》中。他也用民間的俗名来规定林型的名称：波洛托型，拉达型，索格拉型，罗甫尼亞季型，霍尔姆型，洛格型，波尔型，比里型，苏波洛季型。在彼得堡林学院(即现在的列宁格勒森林技术学院)森林学教研室工作了很多年的 Г. Ф. 莫罗佐夫(Морозов)的工作，对于林型学的发展具有很大的意义。莫罗佐夫在1912年发表了第一版的著名著作《森林学說》中，第一次詳細描述了森林中的树种更替，因而使林型学具有深刻动态的性质。莫罗佐夫发展了先鋒树种和基本建林树种的概念以及基本林分(основное насаждение)和暫时林分(временное насаждение)<sup>1)</sup>的概念，这两种林分后来被苏卡乔夫叫做根本林型(коренный тип леса)和衍生林型(производный тип леса)。П. С. 波格列布尼亞克(Погребняк, 1951a)指出：莫罗佐夫“巧妙地表达并科学地論証了云杉林、櫟林、松林演变成樺林、山杨林、矮櫟林的过程。这就是受到私人土地占有者、地主和資本家掠夺的俄国森林的真实历史，这种掠夺是上述演变的首要原因”(第25—26页)。此外，波格列布尼亞克指出：“莫罗佐夫不但是一個杰出的科学思想家和森林专家，而且是反对外国陈规旧套在我国林业中的横霸勢力以及爭取建立祖国森林学的一个热烈战士”(同上页)。他指出，“关于植物和环境的相互作用这一主导因素的正确观念”(同上页)，是莫罗佐夫林型学說的基础。B. H. 苏卡乔夫是莫罗佐夫的学生，他早在林型学发展的莫罗佐夫时期内就为林型学作了宝贵的貢献；这些貢献主要是上面已經說过的他的关于布祖卢克松林(1904)和布良斯

1) Г. Ф. 莫罗佐夫也象很多其他林学家一样，把“林分”(насаждение)一語理解为森林群落，就是說，他认为“林分”也包括一切自然(非栽培)森林。

克森林(1908)的著作。苏卡乔夫表明,林型学是整个植物群落学說的一个分支,莫罗佐夫把森林当作植物和环境因素的相互作用复合体的看法,也完全可以应用于非森林的其他群落:草原群落,草甸群落,沼泽群落等等。我們將不詳細討論林型学方面的很多其他詳細情形,但将再提及 E. B. 阿列克謝耶夫 (Алексеев), 他第一次提出了根据两种基本环境因素——土壤肥力和土壤湿度——的林型分类法的原則。阿列克謝耶夫的主张是在 1915 年第一次发表的。П. С. 波格列布尼亞克是阿列克謝耶夫的学生,他进一步深刻地研究阿列克謝耶夫的乌克兰森林分类法,把这种分类法推广到較广大的苏联領土上。这种分类法叫做阿列克謝耶夫-波格列布尼亞克林型分类系統。最近,这种分类法为 Д. В. 沃罗比約夫 (Воробьев, 1953) 利用于他的关于苏联欧洲部分林型的巨大专题著作中。苏卡乔夫在林型学方面繼續进行自己的研究,并拟定了云杉林和松林的林型分类系統,后来又連同他的学生 С. Я. 索科洛夫 (Соколов) 一起拟定了所謂林型概括方案 (обобщенная схема типов леса); 在这个方案中,既利用林型概念,也利用森林“周期”(参阅下面)概念。苏卡乔夫的看法稍微不同于阿列克謝耶夫和波格列布尼亞克的看法。我們在較詳細叙述这两种林型学系統以前,将先指出林型学家必然遇到的森林群落两个典型特点。这就是某一林型的更新特点以及林型和地位級之間的相互关系。

## 第二节 林型以及作为森林生长条件指标的地位級

在森林学中,某一林型的范围内的森林更新条件的准确描述,具有非常重大的意义。森林的各个下层(小灌木层、草本层和苔蘚层,有时也包括下木),在这一方面特別可以作为标志。这些层的植物的根系分布于同乔木幼苗和幼树的根所分布的同一土层內,而成年乔木的根通常則分布得深些。林型是用包括各个下层的整个植物群落的特点来描述的,因此,林型也包括森林更新条件。

可是,为了对决定森林生产率的那些生存条件作出一般評价,乔木层的状态是最可以作为特征的。由于这一点,森林学中还提出了另一个概念: 森林地位級。地位級是根据成年乔木的生长特征来确定的,就是說,根据与年龄有关的成年乔木高度来确定的。地位級的确定要按照特殊的表格来进行 (Орлов, 1930)。只采用 5 个基本地位級,此外,还有 Ia 級和 IIa 級,总共 7 級,都用罗马数字作为符号。I 級的地位級表示乔木生长的最好条件, IIa 級表示最劣条件。

一个林型可能有一个地位級,但也可能遇到用好几个地位級来表示一个林型的情形。例如,在显著丘陵地形、特別是山地地形的条件下,土壤厚度常常变动得很厉害(在一个林型占据的地段的范围内)。土壤总厚度的这种变动,并不反映在上面土层的特征上,因而也不反映在草本层和苔蘚层的特征上以及森林更新条件上,但它对成年乔木生长条件发生强烈的影响,就是說,对地位級发生强烈的影响。正因为如此,所以在显著的山地地形或丘陵地形的条件下,常常必須在同一林型的范围内区分出好几个地位級。E. B. 阿列克謝耶夫 (Алексеев, 1928) 在其关于乌克兰森林林型的著作中首先注意到这一点,后来, Г. Д. 雅罗申科 (Ярошенко, 1933) 也在南高加索的森

林方面发展了类似的观点。

林型有时等同于地植物学家的群丛，可是，林型較常被理解得稍微广泛些，就是說，它包括由各个相近群丛构成的一組。

### 第三节 苏卡乔夫的生态植物群落学系列

如果說，每一群丛，或者在森林学中每一林型，在較窄的范围内說明一定环境条件，那末，一些相近的群丛則在較广的范围内說明环境条件。由于这一点，可以根据群丛組和根据林型群把生境型（тип местообитаний）进行分类。对于北方的森林，特別是对于云杉林和松林，B. H. 苏卡乔夫已經詳細拟定了这样的分类法。苏卡乔夫把苏联欧洲部分北半部的云杉林分为五个林型群（группа типов леса），这五个林型群分別符合于五个“生长条件”型。

I. 真蘚云杉林(*Piceeta hylocomiosa*)。地形大部分充分发展，土地排水良好，土壤是有时丰富有时不丰富的粘壤土、粘质土或砂壤土，沒有沼泽化。

II. 金发蘚云杉林(*Piceeta polytrichosa*)。地形較不发展，土地排水不良，土壤同上面一样，但已經稍微沼泽化。

III. 泥炭蘚云杉林(*Piceeta sphagnosa*)。地形平坦或者呈鍋形地底部。土地不排水，土壤沼泽化。

IV. 沼泽多草云杉林(*Piceeta uliginoso-herbosa*)。位于具微斜草坡的低洼地底部，有沼泽化土壤，但有流水。

V. 混交云杉林(*Piceeta composita*)。土地具有丰富的排水良好的土壤，大部分具有浅的石灰层。

上述的每一林型群都是由很多林型构成的。例如，真蘚云杉林型群具有由所謂光蘚(*Hylocomium proliferum*, *pleurozium schreberi*, *Rhytidia delphus triquetrus* 等等)构成的苔蘚层，可以再分为下列3个基本林型：

(甲)酢浆草云杉林(*Piceetum oxalidosum*)。酢浆草(*Oxalis acetosella*)、舞鹤草(*Majanthemum bifolium*)等等在草本层中起显著作用。这个林型通常占据較好的、排水良好的土壤。树群高，木材丰满，很高处也无侧枝。在苔蘚层中，*Rhytidia delphus triquetrus* 常常占优势，但 *Pleurozium schreberi* 也很多，*Hylocomium proliferum* 等等則較少。

(乙)黑果乌饭树云杉林(*Piceetum myrtillosum*)。黑果乌饭树在下层中占优势；酢浆草和其他肥土指示植物則不存在或很少分布。这个林型占据着較潮湿的、通气不良的土壤。树群較矮，材积較少。在苔蘚中，*Hylocomium proliferum* 最多，*Pleurozium schreberi* 和 *Ptilium crista castrensis* 等等較少。

这个林型在較平坦的地点分布得很普遍。

(丙)牙疮痘云杉林(*Piceetum vacciniosum*)。这个还没有充分研究的林型，分布于北方的某些地点，但也出现于苏联欧洲部分的中部各州内；它出现于稍微干燥的和貧瘠的、而常常比酢浆草云杉林型的土壤更为砂质的土壤上。树群生长更坏，材积

更少。常常观察到混生的松树，但在自然条件下混生得不多。第二层和下木不存在。在下层中占优势的是牙疮痘；酢浆草和舞鹤草很少分布或完全不存在。在苔藓层中占优势的是 *Pleurozium schreberi*。

在苏卡乔夫所确定的每一林型群中，都有一个似乎最能充分表现该林型群特性的典型林型(стержневой тип)。每一林型群的其余林型，有的较接近典型林型，有的较不接近典型林型；同时，它们同另一林型群的各个林型也有联系，形成从一个林型群到另一林型群之间的过渡。这样看来，云杉林的一切林型群都可以用苏卡乔夫所谓生态植物群落学系列(экологико-фитоценотические ряды)的图式来表示，这些系列反映各个林型彼此间的接近程度，也反映各个林型群(即各个群丛组)彼此间的接近程度。苏卡乔夫(Сукачев, 1928)所编制的云杉林生态植物群落学系列系统，见于图 11。

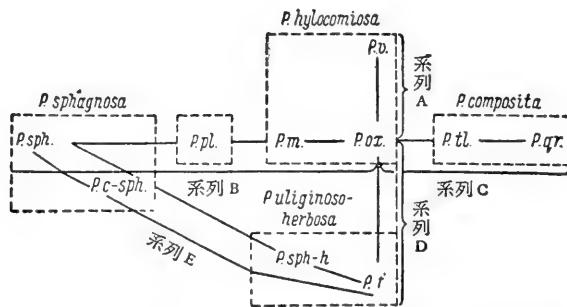


图 11 各个云杉林型 (Piceeta) 的生态植物群落学系列系统  
(引自 Сукачев, 1928)

P. ox. 是醉浆草云杉林；P. m. 是黑果乌饭树云杉林；P. v. 是牙疮痘云杉林；P. pl. 是金发藓云杉林；P. sph. 是泥炭藓云杉林；P. c. sph. 是苔草泥炭藓云杉林；P. tl. 是椴云杉林；P. qr. 是櫟云杉林；P. f. 是水藓云杉林；P. sph.-h. 是泥炭藓多草云杉林。

在这个系统中，真藓云杉林型群 (*Piceeta hylocomiosa*) 是各种云杉林的典型林型群；而最能充分表现云杉林一切特性的酢浆草云杉林 (*Piceetum oxalidosum*)，则是这一林型群的典型林型。正象苏卡乔夫所说的，云杉作为群丛基本建群种的作用，在这里表现得最为显著。北方一切云杉林的这个典型林型，产生 4 个系列：A, B, C, D。

系列 A 朝着牙疮痘云杉林 (*Piceetum vacciniosum*) 进行；土壤干燥度增加，但土壤的矿质组成没有改善，相反地，矿质组成甚至稍微贫乏。

系列 B 经过黑果乌饭树云杉林 (*Piceetum myrtillosum*) 和金发藓云杉林 (*Piceetum polytrichosum*) 朝着泥炭藓云杉林 (*Piceetum sphagnosum*) 进行；土壤湿度增加，通气程度不良。

系列 C 经过椴云杉林 (*Piceetum tiliosum*) 朝着櫟云杉林 (*Piceetum Quercetosum*) 进行；土壤肥力和通气程度都增加。

系列D朝着水蘚云杉林(*Piceetum fontinale*)进行,表现出湿度由于流水而增加。水蘚云杉林是所謂溪澗旁云杉林。

最后,还有第五个系列E,这个系列包括泥炭蘚多草云杉林(*Piceetum sphagnoso-herbosum*)和苔草泥炭蘚云杉林(*Piceetum caricoso-sphagnosum*)等等林型。这些林型构成从水蘚云杉林到泥炭蘚云杉林的过渡,也相应地表现出过渡生境。

苏卡乔夫指出,按照这样的例子,也可以为其他的(即非森林的)植被类型編制类似的群丛系列系統。

在很多情形下(但不是一切情形下),这样的系列甚至也部分地反映各个群丛在演替过程中的相互关系。

上述的各个云杉林系列是土壤植物群落学系列,因为它們在这种情形下是由于苏联欧洲部分范围內的土壤母质条件的变化而引起的。然而,苏卡乔夫指出,也可能存在着地理植物群落学系列,或更准确地說,群丛的气候植物群落学系列。

苏卡乔夫强调指出他的生态植物群落学系列同 B. A. 凯勒尔所理解的生态系列的区别。按照凯勒尔的意见,生态系列是在空间上顺序相互更替的一些彼此可能极其不同的群落的具体系列。例如,在俄罗斯平原南部的河漫滩上,从低地到丘陵,可能先看到草甸沼泽群丛,然后看到草甸群丛和草甸草原群丛,最后看到草原群丛。这是由3个不同类型(草甸沼泽类型、草甸类型和草原类型)的群落构成的生态系列。相反地,苏卡乔夫的生态植物群落学系列则把一些亲緣相近的群丛联系起来;而且,这种联系并不一定指出它們在空间上的交替出现(这些群落在空间上也可能彼此不接壤),而仅仅指出我們自己所想象的、各个群丛由于某一生态因素(在这里是指土壤母质条件)的变化而引起的一系列顺序的分布。最后,必須注意到一点:苏卡乔夫的系列不但考虑到生境条件,而且考虑到植物群落的整个特征总体。在这些特征之中,我們看到各个下层(不但指小灌木草本层,而且指苔蘚层)的特征,也看到各个上层的特征,因为这些系列是为在上层中占优势的每一乔木树种而分别編制出来的(分别为云杉、松等等)。

#### 第四节 林型和林組。苏卡乔夫的林型概括方案

后来, B. H. 苏卡乔夫也为松林拟定了类似的方案;在这里,他把松林划分为6个林型群。在松林的这6个林型群中,有5个是与云杉林的各个林型群完全类似的,例如,真蘚松林(*Pineta hylocomiosa*),金发蘚松林(*Pineta polytrichosa*),泥炭蘚松林(*Pineta sphagnosa*),沼泽多草松林(*Pineta uliginoso-herbosa*),混交松林(*Pineta composita*)。其中的每一个林型群都包括一些类似于云杉林型的林型;例如,真蘚松林型群(*Pineta hylocomiosa*)包括下列林型:牙疮疽松林(*Pinetum vaciniosum*),酢浆草松林(*Pinetum oxalidosum*),黑果乌饭树松林(*Pinetum myrtillosum*)。松林的第6林型群,即地衣松林(*Pineta cladinosa*),在苏卡乔夫的方案中虽然沒有类似的云杉林型可以比拟,但是苏卡乔夫附带声明,在极北区内仍然发现地衣云杉林(*Piceeta cladinosa*),只是这些地衣云杉林还很少被研究。也可以为冷杉

林、雪松林和落叶松林編制类似的概括方案；这些森林也有 *polytrichosa*, *hylocomiosa* 等等林型群以及 *oxalidosum*, *myrtillosum* 等等林型。这样看来，按照苏卡乔夫的意见，卡扬德尔（Cajander）提出的关于划出林型但不指出树种名称的思想（*Oxalis* 型，*Myrtillus* 型等等），基本上是正确的。但是，苏卡乔夫指出，把这些类别叫做林型或森林群丛，仍然是不正确的。因为其中每类森林中都包括具有不同乔木层的各个植物群落。苏卡乔夫建議把 Я. Я. 瓦西里耶夫（Васильев）提出的林組（цикл）\*这一术语保留給它們。苏卡乔夫为苏联欧洲部分北半部的森林确定了 11 个林組：酢浆草林組（*Oxalidosa*），黑果乌饭树林組（*Myrtillosa*），金发藓林組（*Polytrichosa*），椴林組（*Tiliosa*），櫟林組（*Quercetosa*），泥炭藓林組（*Sphagnosa*），牙孢疽林組（*Vacciniosa*），石蕊林組（*Cladinosa*），水藓林組（*Fontinales*），泥炭藓沼泽林組（*Sphagneto-pinosa*）以及石灰白垩林組（*Calcarea et Cretacea*）。其中的每一林組都包括具有不同的乔木层、但相似的下层的各种森林，即包括所謂同下层群丛（ассоциации-близнецы）。可是，有一些林組并不包括一切林型群的森林。例如，在 *Sphagnosa* 林組中，沒有冷杉林，而在 *Sphagneto-pinosa* 林組中，则仅有松林这一組林型。冷杉林各个林型仅仅在上面列举的林組中的 7 个林組內出现；含西伯利亚落叶松的各个林型也仅仅在 7 个林組內出现，等等。这一点是由于并不是一切决定某一組林型的森林树种都具有同样的生态幅，或者按照苏卡乔夫的更准确的說法，并不是一切的森林树种都具有同样的“土壤植物群落学分布区”。

苏卡乔夫把这一切复杂关系用所謂林型概括系統的方式来表示（图 12）。在这个系統中，也象在生态植物群落学系列图解中一样，两个互相垂直的軸表示各种生态因素的变化；但是作为基础的已經不是典型林型，而是典型林組 *Oxalidosa*，这一林組在图解中占据中央位置。

从这个典型林組产生了其余林組的 4 个系列；这些系列都是与土壤条件在一定方向上的变化有关的。从 *Oxalidosa* 向上經過 *Vacciniosa* 到 *Cladinosa*，土壤干燥度逐渐增加；从 *Oxalidosa* 向左經過 *Myrtillosa*, *Polytrichosa* 到 *Sphagneto-pinosa*（有松树的泥炭藓沼泽），沼泽化程度逐渐增加；向右，土壤肥力逐渐增加；向下，土壤湿度逐渐增加，但沒有积水，沒有沼泽化，而土壤条件的一般情况通常有些改良。閉合曲綫表示决定某一組林型的乔木树种的“土壤植物群落学分布区”。

例如，我們看到，云杉林不能忍受土壤干燥度的显著增加，它們不能到达 *Cladinosa* 林組，而极北区内描述的有地衣层的云杉林，则已經不是名副其实的森林，而是从森林向冻原的过渡。从图解中可以看出，松林各个林型具有最广的土壤植物群落学分布区。

至于櫟林这一組林型（*Querceta*），則在图解中仅仅繪出一部分，因为这些林型的土壤植物群落学分布区仅仅部分地与針叶林吻合。除了 *Querceta* 这一组林型以外，在图解中也繪出 *Quercetosa* 林組，它表示櫟树混杂于針叶树种中，构成第二层，正象 *Tiliosa* 林組表示有椴树混杂一样。櫟树和椴树的混杂，出现于向右的系列中，这

\* 过去有些文献，把 *цикл* 一詞譯为“周期”或“循环”，显然是不妥当的；现改譯为“林組”。——譯者注

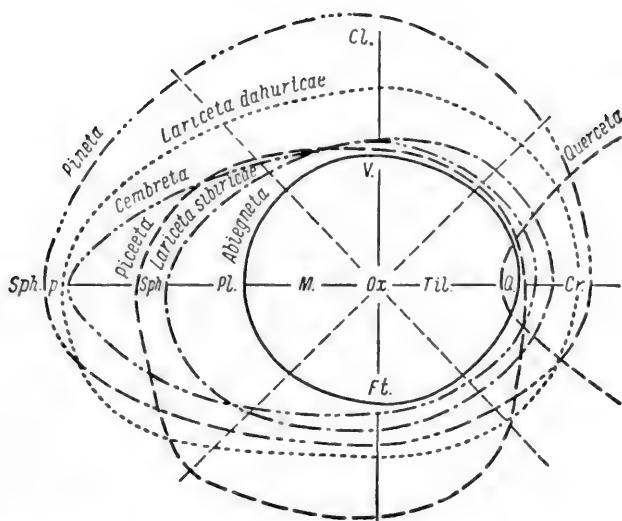


图 12 林型概括系統 (乔木树种的土壤植物群落学分布区) (引自 Сукачев, 1938a)

林組: Ox. 是醉漿草; M. 是黑果烏飯樹; Pl. 是金发藓; Q. 是櫟树; Sph. 是泥炭  
藓; V. 是牙疮痘; Cl. 是地衣; Ft. 是水藻; Sph. p. 是泥炭藓沼澤; Cr. 是石灰白堊。

个系列标志着土壤肥力的逐渐增加。

B. H. 苏卡乔夫的学生 C. Я. 索科洛夫, 也采用把各个林型合并为林組并編制概括方案的方法;他为南高加索西部的森林(Соколов, 1937, 1938)和北方的森林編制了这样的概括方案。

## 第五节 阿列克謝耶夫-波格列布尼亞克的林型系統

II. C. 波格列布尼亞克(Погребняк, 1955)以批判的态度研究了苏卡乔夫的“生态植物群落学系列”和“林型概括系統”。他指出, 在这个概括系統中, 系列 A, B, C, D 不是根据主导因素原則来編制的。这些系列的对比具有偶然的性质, 因为土壤干燥度增加的那一系列(A)与湿度由于流水而增加的那一系列(D)相对立, 而湿度由于积水而增加的那一系列(B)则与土壤肥力增加的那一系列(C)相对立。

波格列布尼亞克认为, 苏卡乔夫的“典型”或“中央”林型是从自然界中人为地抽取出来的一个片段。按照苏卡乔夫的意见, 典型林型或典型林組在系統中占据中央的位置, 是因为它最能充分表现某一林型群或某一类林組的生态植物群落学特性。但是, 问题在于云杉林这一类别本身是一个并非完全天然的类别, 因为在苏卡乔夫的云杉林这一类别中, 没有充分反映有云杉参加的混交林, 而只注意到单纯云杉林。在自然界中, 除了单纯云杉林、单纯松林或者由 Oxalidosa 林組或任何其他林組构成的单纯林型以外, 一切可能的居間林型也占有同样显著的地位, 而且, 它們的經濟意义常常不会比单纯林型或单纯林組的意义小些, 而有时更大些。

波格列布尼亞克 (Погребняк, 1951 a) 以不同的方式建立了自己的林型分类方案; 这个方案是克留践涅尔(Крюденер)和阿列克謝耶夫(Алексеев)的思想的进一步

发展，并在 1929 年首次发表。他仅仅以两个坐标作为这个方案的基础：(1) 土壤肥力(营养)的变化；(2) 土壤湿度的变化；此外，又暂时区分出 6 个湿度等级和 4 个营养等级。每一个湿度等级与每一个营养等级的一切可能的组合，就表示(当然是大致地表示)自然界中存在的各种各样林型；为了明显起见，这些林型在这个图解上分别用乔木层、草本层和地衣苔藓层的组成来表示。波格列布尼亞克(Погребняк, 1955) 正确地指出，这个森林学“土壤性图解”(Эдафическая сетка)“是灵活的，毫无牵强附会地包括极其多种多样的森林”，在这一方面，“这个土壤性图解首先应归功于作为其基础的显然对对立的统一——营养性替换和水成性替换的统一”(第 248 页)。应当指出，波格列布尼亞克的土壤性图解受到乌克兰森林学家們的普遍欢迎，因为它是极其明确的，因而容易在群众性实践工作中被采用。

Л. Г. 拉孟斯基(Раменский, 1938) 为森林植被和沼泽植被拟定了类似的图解，但他大概沒有猜想到波格列布尼亞克图解已經出现。拉孟斯基把自己的分类法叫做根据土壤湿度等级和有效肥力等级的群丛坐标系統。

图 13 描繪了阿列克謝耶夫和波格列布尼亞克的土壤性图解；这是他們为苏联欧洲部分的泰加群落区域和森林草原区域而編制的。这个图解的确非常明确，而且在实践上便于利用。此外，这个图解不但涉及典型林型和其他根本林型(就苏卡乔夫所指的含义來說)，而且反映一切多种多样的根本林型和衍生林型。可是，在我看来，这不但是波格列布尼亞克图解的优点，而且也是它的缺点，因为它沒有把根本林型和衍生林型划分开来，也沒有反映成型群落的存在，沒有反映連續性中的間断性。

我們看到，在波格列布尼亞克的图解中，按照土壤肥力把苏联欧洲部分的森林划分为：松林，混交松林，复混交松林，櫟林，就是說，划分为 4 組說明不同土壤肥力的林型。松林是极其貧瘠土壤上的森林，混交松林是在过渡型的相对貧瘠土壤上的森林，复混交松林是在相对肥沃土壤上的森林，最后，櫟林是肥沃土壤上的森林。而且指出，最后一組林型只可以象征性地叫做櫟林型，因为在这一組林型中(由于气候条件不同)，还应当放入山毛櫟林、冷杉林、雪松林以及甚至某些云杉林和落叶松林。櫟林(дубравы)就这一語的狹义來說，就是說，以櫟树及其闊叶伴生种(槭、椴、櫟、榆、鵝耳櫟等等)占优势的森林，在苏联欧洲部分的草原帶內分布得极为普遍。

經過稍微发展的波格列布尼亞克系統如下：

I. 极貧瘠土壤上的森林(組 A；林型——各个松林)。这是單純松林，也常常混有樺树，有时(在較南方的松林中)也混有櫟树，但櫟树大大受到抑制。在北部，有时也有云杉混入松林中。

极干旱松林(A<sub>0</sub>)

干旱松林(A<sub>1</sub>)

潮湿松林(A<sub>2</sub>)

同义語：真藓松林，牙疙疽松林。

潤湿松林(A<sub>3</sub>)

同义語：真藓松林，黑果烏飯树松林。

溼湿松林(A<sub>4</sub>)

同义語：金发藓松林，沼泽烏飯树松林，极湿松林，等等。

沼泽松林(A<sub>5</sub>)

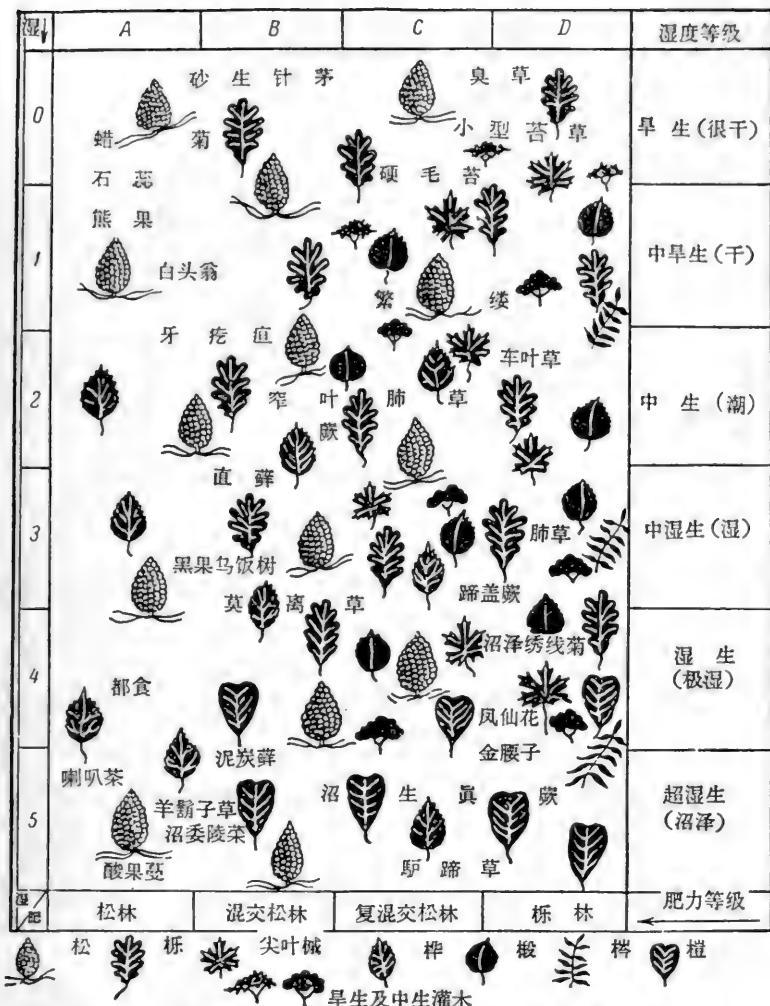


图 13 波列謝和森林草原的林型的土壤性图解

(引自 Погребняк, 1955)

II. 过渡型的相对贫瘠土壤上的森林(组 B; 林型——各个混交松林)。这是松树和其他树种(云杉、櫟、樺、山杨、黑櫟)构成的混交林。

极干旱混交松林和干旱 同义语: 近草原混交松林。

混交松林(B<sub>0</sub> 和 B<sub>1</sub>)

潮湿混交松林(B<sub>2</sub>) 同义语: 真藓混交松林, 牙疮疽混交松林, 等等。

润湿混交松林(B<sub>3</sub>) 同义语: 黑果乌饭树混交松林。

潮湿混交松林(B<sub>4</sub>) 同义语: 金发藓混交松林。

沼泽混交松林(B<sub>5</sub>) 同义语: 针叶落叶沼泽林。

III. 过渡型的相对肥沃土壤上的森林(组 C; 林型——各个复混交松林或混交櫟林)。这是混交的针叶落叶林, 占着简单混交松林和櫟林之间的居间地位。

在乌克兰，复混交松林常常叫做混交櫟林。复混交松林中可以遇到的落叶树种如下(由于气候条件不同): 櫟, 鵝耳櫟, 榉, 樺, 山杨, 山毛櫟, 等等。

#### 极干旱混交櫟林和干旱

混交櫟林( $C_0$ 和 $C_1$ )	同义語: 干旱复混交松林。
潮湿混交櫟林( $C_2$ )	同义語: 潮湿混交云杉林, 云杉闊叶混交林, 等等。
潤湿混交櫟林( $C_3$ )	同义語: 黑果烏飯树复混交松林, 潤湿混交云杉林, 等等。
溼湿混交櫟林( $C_4$ )	同义語: 沼泽化混交櫟林, 水蘚云杉林, 水蘚松林, 等等。
“沼泽櫟林”( $C_5$ )	同义語: 樺树櫟林。

IV. 肥沃土壤上的森林(組 D; 林型——各个櫟林, 各个云杉林, 各个山毛櫟林, 等等)。这些森林包括櫟林、云杉林、山毛櫟林、冷杉林和很多其他森林, 它們是以土壤高度化学肥力这一特征为基础而归成一类的。

极干旱櫟林( $D_0$ )	同义語: 榉櫟林, 近草原櫟林, 等等。
干旱櫟林( $D_1$ )	同义語: 近草原櫟林, 苔草櫟林, 等等。
潮湿櫟林( $D_2$ )	同义語: 森林草原櫟林, 羊角芹櫟林, 等等。
潤湿櫟林( $D_3$ )	同义語: 羊角芹櫟林(部分地), 醉浆草櫟林, 蕨类櫟林, 等等。
溼湿櫟林( $D_4$ )	同义語: 泥溼地櫟林。
“低洼地櫟林”和“泥溼	
地櫟林”( $D_5$ )	同义語: 低洼地櫟林: 榉櫟林, 浅洼地櫟林; 泥溼地櫟林: 无櫟櫟林。

在較溫和的气候下, 櫟林为山毛櫟林所替代。山毛櫟林也应当区分出:

干旱山毛櫟林( $D_1$ )
潮湿山毛櫟林( $D_2$ )
潤湿山毛櫟林( $D_3$ )

云杉林和冷杉林在生态上也接近于山毛櫟林。

最后, 各种河漫滩森林构成一组非常特殊的林型, 其中也可以划分出很多林型。

在每一林型的范围内, 波格列布尼亞克区分出根本林分和衍生林分, 并把它們理解为苏卡乔夫所理解的含义。例如, 在林型“溼湿松林( $A_4$ )”中, 根本林分是松林, 而衍生林分则是櫟林, 因为采伐迹地逐渐布满櫟树。在混交松林(組 B)中, 根本林分如下(由于林型不同): 在森林带北半部是松云杉林, 南部是松櫟林, 而在过渡带内是松櫟云杉林; 而且在一切情形下, 櫟和云杉都在松树林冠下形成第二层。然而, 混交松林的衍生林分或衍生类型, 则是櫟林、山杨林、云杉林、矮櫟林或单纯松林。这样的衍生类型是由于第二层消灭或者整片采伐(皆伐)的结果, 或者在松树迁入旧耕地(熟荒地)的情形下形成的。

經過发展后的波格列布尼亞克系統, 已經超出苏联欧洲部分的范围以外; 此外, 这个系統不但在平原上划分林型时可以采用, 而且在象高加索的大部分、喀尔巴阡山、乌拉尔等等那样的山地区域内划分林型时也可以采用。

与苏卡乔夫的系統比較起来, 这个系統較为明确, 因而較便于应用。可是, 阿列

克謝耶夫-波格列布尼亞克的系統也有很多缺点。我們已經指出了其中的缺点之一（沒有把成型林型和短期林型划清界綫）。另一个特点是：在这个系統中，林型等同于森林生长条件类型。波格列布尼亞克的林型比苏卡乔夫的林型大得多，它不但包括森林地段，而且也包括现在沒有森林植被但有条件形成某一林型的那些地段。这个学派的某些森林学家认为：甚至在很久以来就沒有森林的地点，例如在草原帶內，在選擇地段以营造护田林时也可以划分出林型。显然，在无林草原上是談不到林型的，因为从实践的观点看来，这是不可能的。草原造林应当借助于創造性的試驗来实现；如果說，我們可以立刻建議在某一类的草原土壤上营造一定林型的人工林，那末，将来，經驗可能証明，該林型在該条件下仍然不是充分有效的，而且最好改变这种林型，或甚至用其他林型来代替。由此可以理解，把林型等同于森林生长条件类型，是不可能的。

我們已經看到，阿列克謝耶夫-波格列布尼亞克的系統是以两个土壤因素（土壤湿度和土壤肥力）为基础的。其实，虽然这些因素是主要的，其余的土壤因素同它們比較起来具有較次要的意义，但是为了更充分地了解林型，最好在这个系統中也能反映一些次要的因素，例如，湿度的稳定性和可变性，以及流水浸湿和积水浸湿的条件。在某些情形下，最好指出土壤厚度，等等。苏卡乔夫的系統較为滿足这一切要求，它使我們除了考慮到主要因素以外，还能考慮到一些次要的环境因素。

## 第六节 1950年全苏林型学会議后的林型学在苏联发展的若干特点

1950年2月，在莫斯科举行了全苏林型学会議。B. H. 苏卡乔夫学派和 II. C. 波格列布尼亞克学派的代表人物都出席了这次会議。虽然辯論得很激烈，但在通过的決議中，指出了这两个学派的观点并沒有深刻的原则性的区别，并且拟定了把它們調和和統一起来的道路。曾經决定，将来必須把下列两个系統区分开来：(1)林型系統（按照苏卡乔夫的理解），(2)森林生长条件系統（按照波格列布尼亞克的理解）。曾經指出：在造林的实践中，最好使用波格列布尼亞克的土壤性图解；而在现有森林的調查工作中，则必須使用苏卡乔夫的林型系統。

应当指出，现有林型的調查工作不但对于森林經理具有重大的意义，而且对于造林实践也具有重大的意义。在为干旱地区拟定护田林帶的林型时，天然的較旱生林型的調查工作，无论在平原的森林帶南部和森林草原帶內以及在中亞細亚、南高加索东部的山麓区域和山地区域內，都具有特殊的意义。研究自然界中最有抵抗力的树群組成，使我們容易解决下列的問題：什么样的树种和树种組合应当在干旱气候条件下营造防护林帶时采用。

在上述的会議上，虽然意见分歧达成了某种緩和，但很多重要問題仍然不一致。例如，林型的內容在 II. C. 波格列布尼亞克学派和 B. H. 苏卡乔夫学派的理解中仍然是不同的。

II. C. 波格列布尼亞克学派仍然认为，林型包括根本林分和衍生林分，就是說，它

是比“林分型”較大的单位。而“植物群落学”学派則把林型和林分型等同起来，因而把根本林型和衍生林型区别开来。在 B. H. 苏卡乔夫学派的理解中，每一林型或者是群丛，或者是由各个非常相似的群丛构成的群丛組；而在 II. C. 波格列布尼亞克学派的理解中，林型則包括很多完全不同的群丛。Д. В. 沃罗比約夫(Воробьев, 1953)在关于苏联欧洲部分林型的巨大专题著作中，重新强调指出：同一个林型既包括根本林分型，也包括一切衍生林分型，此外，还包括“相应的衍生草群型——草甸，放牧场，最后，还包括在采伐林地点上形成的无植被地段(火烧迹地、耕地)”(第 19 页)。这样看来，尽管有 1950 年全苏会议的决定，这个学派又把林型和森林生长条件类型等同起来。

B. H. 苏卡乔夫在上述会议的报告中，在林型的定义中加入了新的成分，他强调指出：为了林业的利益，必须把林型看作森林生物地理群落型。这意味着，林型的概念不但包含乔木植被，还包含气候、土壤、动物界，同时，不要孤立地研究这一切成分，而要在它们的相互作用中研究它们。B. H. 苏卡乔夫在苏联科学院森林研究所出版的《林型研究方法指导》(Сукачев, 1957 б)中，提出了这个经过发展的林型定义。按照这个定义，“林型是一些森林地段(各个森林生物地理群落)的总称，这些森林地段在乔木树种组成上、在植被其他层的一般特征上、在动物区系上、在森林生长条件(气候、土壤母质和水文的条件)总体上、在植物和环境之间的相互关系上、在复原过程中以及在相同经济条件下要求相同森林经营措施的这些森林地段上的演替方向上，都是相同的”(第 27 页)。林型可以仍旧根据它的植物成分来划分和命名，但在研究和描述林型时，我们应当考虑到构成生物地理群落的植物成分和一切其他成分的相互作用体系。如果把林型确定为森林生物地理群落型，那末，我们就不能把根本群落和由它衍生的群落合并成一个林型；因为它们当然是不同的生物地理群落型；这一点也是显然的。这样看来，在 1950 年会议之后，林型的内容在 B. H. 苏卡乔夫及其学派的理解中仍然照旧，仍然大大不同于 II. C. 波格列布尼亞克学派所接受的林型内容。

A. Г. 多鲁汉諾夫 (Долуханов, 1958, 1959) 很有兴趣地研究了林型学的某些方面。他认为，在把林型确定为森林生物地理群落型时，我们因而必须仅仅把这样一些森林地段合并成一个林型，这些森林地段的相似性不是具有暂时的趋同的性质，而是具有永久的性质，就是说，它们的相似性在它们演替时也保存下来。然而，既然某一地段上的各种未来演替的性质不一定容易预测，所以实际上在研究的某一阶段内，应当不是把林型理解为森林生物地理群落型，而是把它理解为一组极其相近的生物地理群落型。但是在这样的一组中，我们只能把这样一些地段合并起来，这些地段的植被至少在演替的各个最相近的阶段中仍然是相似的。然而，多鲁汉諾夫说道，我们实际上却把下列这样一些地段合并成一个林型：这些地段虽然现在相似，但以不同的方式进一步发育着，而过去也常常不同。由此可见，这样一些森林地段的相似性具有特征逐渐接近的性质，就是说，具有趋同的性质。例如，欧洲酢浆草云杉林的第一地位级的各个地段可能属于一个群丛。但是在群落由于自然演替或采伐而受到破坏

时,进一步发育可能沿着不同的道路进行: 在一些地段上, 云杉为松所演替, 在另一些地段上为山杨所演替, 在第三种地段上为櫟所演替。多魯汉諾夫认为, 由于云杉林各个地段在它们受到破坏以前实际上就是不十分相似的, 所以演替将沿着那么不同的道路进行。可是, 这种解释的独断性是可以反驳的。問題在于云杉在一些情形下为松所演替, 在另一些情形下为山杨所演替, 而在第三种情形下为櫟所演替, 这种情况不能不决定于哪一种树种的种子能够最迅速地从周围的地点进入该地段。可见, 在我们看来, 某些森林地段的趋同相似性和进一步趋异的问题, 实际上比 A. Г. 多魯汉諾夫所描绘的更加复杂。虽然如此, 但是在林型学研究时, 必须考虑到趋同, A. Г. 多魯汉諾夫的著作的价值, 在于他强调这个问题的重要性。我们下面将看到, 奥地利科学家艾欣格(Aichinger)也要求考虑趋同。

## 第七节 佐伊約米的林型学研究工作

佐伊約米(Zólyomi, 1954; Zólyomi 等人, 1955) 发表了匈牙利个别部分(阿尔佛德森林草原平原、匈牙利西部和比尤克山区)的林型分类法; 在这些分类法中, 他把 II. C. 波格列布尼亞克的土壤性图解和 B. H. 苏卡乔夫的离心图解成功地结合起来。佐伊約米以纵坐标轴和横坐标轴作为基础; 在纵坐标轴上安排着与波格列布尼亞克同样的那 5 个土壤湿度等级, 而在横坐标轴上安排着土壤肥力等级。可是, 与波格列布尼亞克不同, 他把最肥沃的土壤安排在横坐标轴的中部, 而不是安排在该轴的一端, 并把较不肥沃的土壤安排在横坐标轴的两端。在这种情形下, 从一端起, 横坐标表示由于原始性、不大发育、并常常含过量碳酸盐的结果而不肥沃的土壤; 而从另一端起, 横坐标表示由于显著酸度和常常是显著灰化度的原因而不肥沃的土壤。由于这种革新, 最复杂而常常是该地或该带最典型的各个林型, 就象 B. H. 苏卡乔夫的典型林型那样安排在图解的中央部分(图 14)。

佐伊約米图解的另一特点, 在于其中既包括林型, 又包括群丛。他把群丛当作相当大的单位, 例如, 他把比尤克山区的一切山毛櫟林都列作为一个群丛: *Fagetum silvaticae subcarpaticum*。因此, 在他的每一群丛中通常都含有几个林型。每一群丛在图解上占有一个长方形; 在该长方形内部, 各个林型按照一定的系统排列着; 这个系统与整个分类图解的系统一样, 就是说, 在长方形的中央是土壤较肥沃的最中生的林型, 而在长方形的四角则是土壤较贫瘠的较不中生的林型。林型在很多情形下都再分为一些亚型。我们将列举匈牙利西北部比尤克山区山毛櫟林的各个林型和亚型, 来作为例子; 这个山区位于 500—950 米的高处, 大部分是由石灰岩构成的, 小部分是由石英玢岩、玢岩和页岩构成的。

上面已经指出, 这个山区的一切山毛櫟林都属于一个群丛——亚喀尔巴阡山山毛櫟林。

群丛: 亚喀尔巴阡山山毛櫟林  
(*Fagetum silvaticae subcarpaticum*)

1. 林型: 含 *Asperula odorata* 的山毛櫟林。厚的森林棕壤, 较少是棕色腐殖质碳酸盐土, 大多在

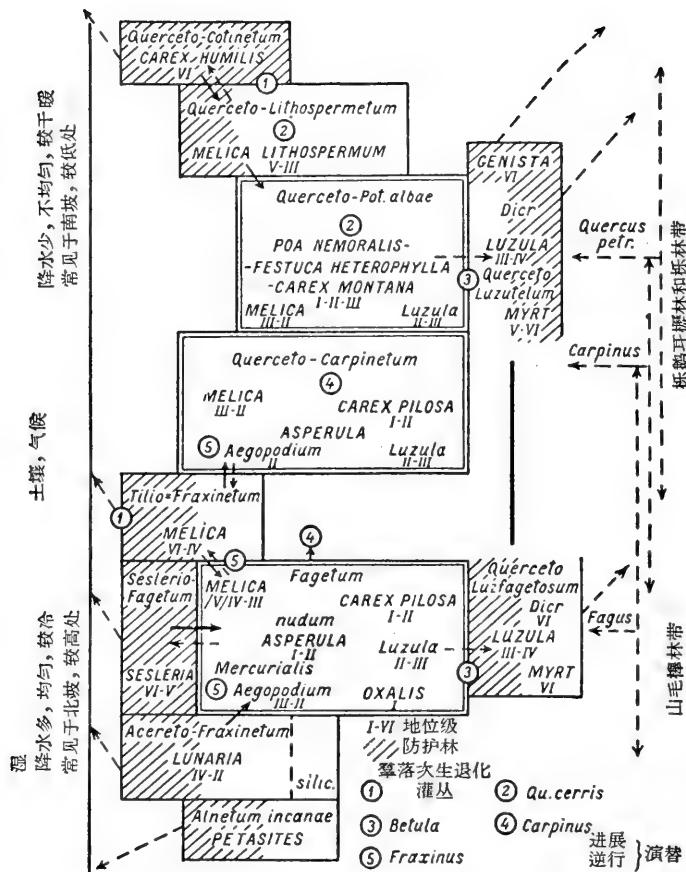
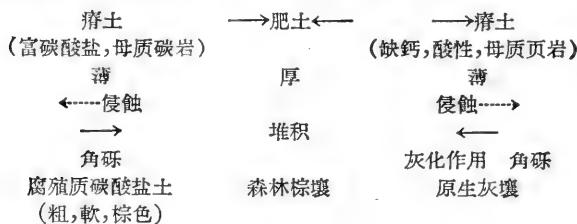


图 14 匈牙利比尤克山区的林型分类法(引自 Zólyomi, 1955)



石灰岩上; pH: A<sub>1</sub> 6.2, A<sub>2</sub> 5.7, B 6.3。在山毛櫟林帶或鵝耳櫟山毛櫟林帶內, 主要是在各種坡向的不陡坡地上; 在櫟鵝耳櫟林帶和櫟林帶內, 仅仅是在山谷底部, 或者以小斑點的形式出現在北坡山麓。地位級 I 和 II。

甲. 亚型: 山毛櫟林“Nudum”。下木和草被层不存在, 只有一层残落物发育。由于坡地陡峭, 土壤不厚、粗骨, 褐色腐殖质碳酸盐土, 較少森林棕壤。母质多种多样。坡向主要是北向。地位級 I-II

乙. 亚型: 含 *Mercurialis-Aegopodium* 的山毛櫟林。除山毛櫟外, 經常混有单株或成群的欧洲桦。也有单株的假悬铃木、针叶槭和山榆。在草本层中, *Mercurialis perennis* 和 *Aegopodium podagraria* 占优势, 但也有 *Asperula odorata*。土壤不厚, 中性, 稍微钙质, 粗骨或

典型的腐殖质碳酸盐土,部分地过渡成褐色腐殖质碳酸盐土,大多在石灰岩上;pH: A<sub>1</sub> 7.2—6.3, A<sub>2</sub> 6.3, A<sub>2</sub>—C 6.8。这是最潮湿的山毛櫟林,占据着含 *Asperula* 的山毛櫟林和櫟林之間的居間地位。山毛櫟更新情况不好。这个亚型大多出现于北坡或山谷底部。地位級 II—III。这个亚型也可以看作独立的林型。

丙. 亚型: 含 *Festuca silvatica* 的山毛櫟林。类似于上--亚型;以小地段的形式出现于多角砾的地点。

2. 林型: 含 *Oxalis acetosella* 的山毛櫟林。厚的酸性的灰化的森林棕壤,在粘土页岩上,较少在斑岩上;pH: A<sub>1</sub> 5.9, A<sub>2</sub> 5.3, B<sub>1</sub> 5.3, B<sub>2</sub> 5.1。只出现在山毛櫟林带内,平坦地点和不陡坡地上。地位級 I。

3. 林型: 含 *Carex pilosa* 的山毛櫟林。位于櫟鵝耳櫪林附近,混有鵝耳櫪。厚的弱酸性的森林棕壤,主要在粘土页岩上;在石灰岩上大多只出现于坡地的下面三分之一部分;pH: A<sub>1</sub> 5.9, A<sub>2</sub> 5.4, B 6.0。在山毛櫟林带的最上部,这个林型已經不存在,而在該帶的下部則仅仅在南坡上出現。在較干旱的櫟鵝耳櫪林带和櫟林带内,几乎完全出现于南坡,而在这些带之間的过渡带内,則到处出现。地位級 I 和 II。

甲. 亚型: 含 *Carex pilosa-Luzula (albida)* 的山毛櫟林。土壤比在上述各林型中較为酸性;仅仅在页岩上。地位級 II—III。采伐迹地上丛生的植物主要是櫟、山杨和山毛柳。

4. 林型: 含 *Melica uniflora* 的山毛櫟林。在乔木层中,除了占优势的但枯頂的山毛櫟以外,欧洲櫟、假悬鈴木也起着显著作用,而在第二亚层中则是鵝耳櫪、櫻和欧洲槭。在草本层中,除了 *Melica* 草丛以外,其他阳生森林植物(*Glechoma hirsuta*, *Galium schultesii*, *Dactylis glomerata*, *Brachypodium silvaticum* 等等)也很多。土壤主要在石灰岩上,不厚,石质,中性或鈣质,典型或褐色腐殖质碳酸盐土;pH: A<sub>1</sub> 7.1。在山毛櫟林带和鵝耳櫪山毛櫟林带内,出现于南坡和山脊上;而在櫟鵝耳櫪林带和櫟林带内,則主要为含这种 *Melica* 的櫟鵝耳櫪山毛櫟林型所替代。地位級 III—IV(IV)。

我們看到,这个分类法的林型(有时亚型也是如此)相当于苏联地植物学家的群丛。同时,这个方案采用的群丛却是較大的单位,它相当于法国瑞士学派的群丛。

上面列举的山毛櫟林各个林型和亚型,在图 14 的图解上都有自己的位置。在这个图解上,我們看到一些林型和亚型属于其他群丛,即属于: 櫟鵝耳櫪林(*Querceto-Carpinetum pannonicum*),悬崖山毛櫟林(*Seslerio-Fagetum bükkense*),酸性土山毛櫟林(*Luzulo-Fagetum subcarpaticum*),酸性土櫟林(*Querceto-Luzuletum subcarpaticum*),含 *Quercus ceris* 的櫟林(*Querceto-Potentilletum albae pannonicum*),鈣质土櫟林(*Querceto-Lithospermetum pannonicum*),喀斯特灌木林(*Querceto-Cotinetum matricum*)。

佐伊約米的图解的最重要优点之一,首先在于最肥沃的土壤不是(象 II. C. 波格列布尼亞克那样)安排在横坐标軸的一端,而是安排在横坐标軸的中部。这一点不但具有形式上的意义,而且加深了这个图解的內容;它使我們有可能把两类較不肥沃的土壤区别开来;这两类土壤安排在横坐标軸的两端,在这种情形下一个相当于未发育的强碳酸盐的土壤,另一个相当于不厚的酸性土。这个图解的第二优点,在于其中还反映地帶性。固然,最好不是把山毛櫟林带放在櫟鵝耳櫪林和櫟林带的下面,而是放在它的上面,就是說,按照它們在自然界中的情况那样来安放;但是,佐伊約米大概是

有意識地不这样做，因为他不愿意破坏 II. C. 波格列布尼亞克所采用的湿度在纵坐标轴上排列的順序。

佐伊約米图解的第三优点，在于其中还显示演替(局部演替)的基本方向。因此，必須承认，至少对于山地条件來說，这样的分类图解比 II. C. 波格列布尼亞克和 B. H. 苏卡乔夫的图解都更为适用。

佐伊約米图解的缺点，首先在于他所划分的比林型較大的单位——群丛——的不同等意义。它們一方面是按照布瑙-布朗喀的方式来标志的群丛，例如，亚喀尔巴阡山山毛櫟林(*Fagetum silvaticae subcarpaticum*)，另一方面是根据生境条件来划分的群丛，例如，酸性土山毛櫟林(*Luzulo-Fagetum subcarpaticum*)、悬崖山毛櫟林(*Seslerio-Fagetum bükkense*)等等。由于这一点，佐伊約米的图解大大丧失自己的連貫性和完整性。

## 第八节 伊瓦什介維奇-柯列斯尼科夫林型学派

在 B. A. 伊瓦什介維奇(Ивашкевич, 1933)的著作出版以及他的思想为 B. II. 柯列斯尼科夫(Колесников, 1951, 1956)进一步发展之后，在远东区开始形成一个独創性的林型学派。

这个学派所划分的林型是大的单位，虽然还没有象波格列布尼亞克的林型那么大。这个学派遵循 Г. Φ. 莫罗佐夫，也把与森林群落型(按照苏卡乔夫的叫法是森林生物地理群落型)有同等含义的林分型(тип насаждений)，同包括許多森林群落型的林型(тип леса)区别开来。此外，这个学派还特別注意森林群落的两类演替，即复原演替和年龄演替。复原演替(восстановительная смена)是在风倒、干旱、害虫袭击、森林火灾、采伐等等的破坏作用以后发生的。它們以經歷一系列阶段的方式，导致与原来林型接近(短期复原演替)或者完全不同(长期复原演替)的林型的复原。至于年龄演替(возрастная смена)，則它們也是由一系列阶段构成的；其中每一阶段决定于主要建林树种(例如远东区的紅松闊叶混交林中的紅松和阴暗針叶林中的鱼鱗云杉)的龄期，因而也决定于这个树种在树群中的参加度、生活强度和种子更新(幼树的出现和发育)的特征。按照經過柯列斯尼科夫(Колесников, 1956)补充的伊瓦什介維奇方案，沿海边区的紅松闊叶混交林在紅松每一代生活的期間內大約要經歷 8 个阶段。其中每一阶段是一个林分型，而 8 个阶段的总称则是林型。在一些林分型中占优势的是紅松，而在另一些林分型中占优势的是各个落叶树种；虽然如此，但这一切都是同一个林型。虽然年龄演替的各个阶段是一代又一代地交替出现，但“年龄演替为长期演替准备条件，而长期演替是在年龄演替的过程中并借助于年龄演替而完成的”(Колесников, 1951, 第 20 页)。长期演替导致某一林型为另一林型所替代。例如，在一定条件下，紅松闊叶混交林可能为云杉林所演替，等等。

除了林分型和林型以外，在远东林型学中，还采用林型群(группа типов леса)这样的单位，其次，按照內容增大的順序是：气候群相(климатическая фашия)(林型气候总体)，地貌林型总体(геоморфологический комплекс типов леса)，最后是森林群

系(лесная формація),后者是同一主要树种的各个林型的总称。至于森林生长条件类型,则与波格列布尼亞克系統相反,它并不等同于林型。远东林型学家們现在仍然較少注意森林生长条件类型。

实际上,在现场,Б. П. 柯列斯尼科夫所理解的林型,通常是根据比 B. H. 苏卡乔夫和 П. С. 波格列布尼亞克所采用的更多的特征来划出。在苏卡乔夫看来,林型的各个在同等程度上主要的特征是:(甲)一定优势种在每一层的組成中的存在,(乙)生境特征;而在 П. С. 波格列布尼亞克看来,生境特征較为重要;然而,在 Б. П. 柯列斯尼科夫看来,同等重要的特征,也象苏卡乔夫的看法那样,是两个。可是,第一个特征,即占优势的种类組成,被他理解得比苏卡乔夫所理解的广泛些。例如,按照 Б. П. 柯列斯尼科夫的看法,紅松群系中的某一林型,在其生活的某一齡期內占优势的可能不是紅松,而是一些落叶树种;但是后来如果不发生一个林型为另一个林型所演替的情形,那末,优势将重新轉移到紅松。在說明生境特征时,Б. П. 柯列斯尼科夫与其說強調土壤湿度和肥力,不如說強調地形,这一点可以部分地由他的分类法首先适合于远东区南部老爷岭来解释。

我們将研究 Б. П. 柯列斯尼科夫 (Колесников, 1956) 提出的沿海边区紅松林群系的林型系統。

森林群系——沿海边区紅松林

地貌林型总体:

1. 山地紅松林。
2. 河谷紅松林。
3. 山麓紅松林。

山地紅松林有三个气候群相:

- 甲. 典型紅松林(紅松闊叶混交林);
- 乙. 北方紅松林(含有云杉和冷杉);
- 丙. 南方紅松林(含有千金榆——*Carpinus cordata*)。

典型紅松林的分类拟定得最为詳細;这些森林分为下列的林型群(用罗马数字表示)和林型(用阿拉伯数字表示):

- I. 强日照生长地点的碎屑淋余土上含有櫟树<sup>1)</sup>的干燥紅松林。
  1. 石质山頂和有蘆积物及岩石的极陡坡上含有櫟树的杜鵑紅松林。地位級Ⅴ—Ⅴa。
  2. 山頂附近的陡坡和极陡坡上含有櫟树的胡枝子<sup>2)</sup>紅松林。地位級Ⅳ—Ⅳ。当地名称:含有櫟树的純紅松林。
- II. 强日照生长地点的薄层坡积淋余土上含有櫟树的周期性干燥紅松林。
  3. 分水界頂部的宽广鞍形地及其附近的中等陡峭坡地上含有櫟树的杜鵑榛子<sup>3)</sup>紅松林。地位級Ⅳ/Ⅲ。当地名称:含有櫟树的純紅松林。
  4. 陡坡和极陡坡上含有櫟树和櫻树的胡枝子榛子紅松林。地位級Ⅳ—Ⅲ(Ⅱ,Ⅴ)。当地名称:含

1) 在沿海边区的紅松林中,櫟树到处都是蒙古櫟(*Quercus mongolica*)。

2) *Lespedeza bicolor*。

3) *Corylus heterophylla*和 *Rhododendron mucronulatus*。

有櫟树的榛子紅松林。

III. 中等日照生长地点的薄层坡积淋余土上含有椴树和枫桦<sup>1)</sup>的潮湿紅松林。

5. 陡坡和中等陡峭坡地上含有椴树和櫟树的榛子紅松林。地位級 III(IV)。当地名称：含有櫟树和椴树的榛子紅松林。

6. 陡坡和极陡坡上含有枫桦和椴树的山梅花獮猴桃<sup>2)</sup>紅松林。地位級 IV—III。

IV. 中等日照生长地点的发育坡积土上含有各种闊叶树种的潤湿紅松林。

7. 土壤地下水位深的緩坡和中等陡峭坡地上含有椴树和櫟树的槭树榛子紅松林。地位級 III/II。当地名称：含有椴树的槭树榛子紅松林。

8. 土壤地下水位浅的緩坡上含有枫桦和椴树的多灌木紅松林。地位級 III—II(I)。

9. 土壤地下水位接近地表的极緩坡上含有水曲柳的珍珠梅<sup>3)</sup>紅松林。地位級 III—IV。

我們看到，在这个分类法中，既沒有离心图解，也沒有土壤性图解。各个林型群是根据地形而确定的，因为地形也决定土壤湿度以及热状况、光状况和其他状况的特点。其次，在每一林型群的范围内，各个林型是根据树群和下木的組成来划分，又是根据地形特征和整个生境特点来划分，这些生境特点更詳細地說明湿度和各种其他环境特点。此外，还为每一林型举出典型的地位級。

不应当忘記，这个分类法的林型是包括許許多林分型<sup>4)</sup>的一个大单位，其中每一林分型都具有一定的紅松龄期，也具有各种不同的群落特点。

我們将在下面关于群落演替一章中(第 183 页)，举出沿海边区紅松林的各个林分型或龄期的例子。

为什么与林型学各个其他学派不同，远东林型学家們那么重視某一林型的龄期呢？按照我們看来，这一点的原因首先在于沿海边区的紅松闊叶混交林和某些其他森林的巨大复杂性；B. Л. 閻马罗夫(Комаров) 和 B. Е. 阿尔謝尼耶夫(Арсеньев) 和很多其他科学家把这些森林总称为乌苏里泰加群落。这些森林的多树种种类組成、生境的多样性、种間相互关系的复杂性以及火烧、采伐和其他因素的影响，导致下面一点：在这些森林中，除了成型群丛以外，还有很多短期群丛，以致如果不运用年龄方法，就很难加以深入研究。我认为，林型学的这个原則，对于科尔希达和塔雷申的复杂多树种森林來說也是非常有用的。

远东林型学学派的缺点，首先在于它确定林型沒有一定的标准。林型的划分既根据植被本身的特征总体来划分，也根据生境的特征总体来划分；然而，象十字形图解或土壤性图解那样的使林型划分容易进行的标准，却沒有受到采用。在远东学派的分类法中，这样的标准也不可能受到采用，因为作为基础的特征数目是太多了，这些特征不能容納于一个平面图解中，而只能容納于一个立体图解中。在远东学派的分类法中，一个林型包括一些林分型(群丛)，这些林分型不但在生境条件方面是相似的

1) *Tilia mandshurica*, *T. amurensis* 和 *Betula costata*.

2) *Actinidia kolomicta* 和 *Philadelphus tenuifolius*.

3) *Sorbaria sorbifolia* 和 *Fraxinus mandshurica*.

4) 无论这个分类法和波格列布尼亞克分类法中的林分型，都可以叫做森林群丛。“林分型”(тип насаждений)这一术语，虽然是 Г. Ф. 莫罗佐夫(Морозов)使用，但现在仍然为很多森林学家所使用；这个术语在本质上是不恰当的，因为它(按照俄语的语源)是指人工林，而不是指天然林。

(正象 II. C. 波格列布尼亞克所根据的那样), 而且它們还表示一个主要建林树种的树群发育的各个不同齡期; 这样就使林型的划分更加困难。这一切导致下面一点: 实际工作的林学家常常很难根据这一切特征来确定林型, 而宁愿仅仅划分林分型, 这些林分型在内容上通常在某种程度上相当于 B. H. 苏卡乔夫所理解的林型。

K. II. 索洛維約夫(Соловьев, 1958)在 B. H. 苏卡乔夫(Сукачев)和 B. II. 柯列斯尼科夫(Колесников)的林型学原則之間采取居間的妥协的态度。在关于远东区的紅松闊叶混交林一书中, 他指出: 在他自己的著作中, 采用 B. H. 苏卡乔夫的林型作为基本分类单位。然而, 此外, “各个可以合并的林分地段主要是根据成熟度和年龄的时期来描述的”(第 57 页), 这一点在頗大程度上消除了他与 B. II. 柯列斯尼科夫的重要分歧。K. II. 索洛維約夫非常重视地形。他举出一个非常明显的生态系列图解(图 15)。这个图解的优点, 在于其中既考虑到坡地和附近河谷的海拔高度, 也考虑到坡向、土壤湿度、土壤厚度以及象潜育作用和灰化作用那样的土壤特征。林型分类的这种原則, 当然是值得注意的, 特别是对于山区來說更是如此。在把 K. II. 索洛維約夫的紅松闊叶混交林的分类同第 155 页上举出的 B. II. 柯列斯尼科夫分类加以比較时, 我們看到, 这两个分类最后导致了划分极其相似的、在本质上相同的林型和林型群。

最近, B. II. 柯列斯尼科夫(Колесников, 1958 a)认为有必要拟定一个新的林型分类; 这个分类不但根据森林群落的相似性和差异, 而且根据森林群落的发生。柯列斯尼科夫說道: “同林业上现在采用的一切自然分类法比較起来, 这种新分类法将是

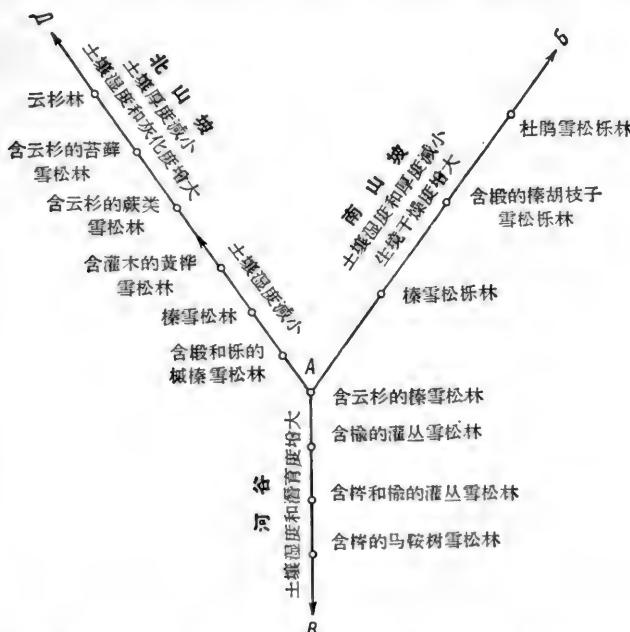


图 15 远东区紅松闊叶混交林的各个基本林型的生态系列图解  
(引自 Соловьев, 1958)

認識森林的生活和发育規律的又一个更高的阶段”(第 113 页)。該作者建議,这种新分类法的基础是“在 150—200 年、最多 300 年的期間內,就是說,包括主要建林树种的 1—2 世代的生活期間內,在某一地域的各个具体地段上进行的各个发生过程或森林形成过程”(第 114 页)。換句話說,柯列斯尼科夫使用“发生”这一术语时,把它理解为在具体地段上的演替,或者按照他的說法,理解为森林群落的“个体发生”。正象他指出的,这样的分类法是 B. A. 伊瓦什介維奇 (Ивашкевич) 的思想的进一步发展。

## 第九节 艾欣格的林型学派

在外国的各个林型学派中,以艾欣格 (Aichinger) 为首的阿利亚希市(奥地利阿尔卑斯山脉的卡林蒂亚州)“实用植物社会学研究所”学派,是最值得注意的学派之一。这个学派的內容在艾欣格著的 1949 年发表的关于森林植被研究基础的有指示性的著作中叙述了。从 1951 年起,《卡林蒂亚实用植物社会学研究所通报》开始出版,該杂志刊登了艾欣格及其学派的很多其他著作。例如,在关于作为“森林发育型”(тип развития леса)的云杉林和人工云杉林的著作中,艾欣格 (Aichinger, 1952 b) 举出了根据下列原則拟定的卡林蒂亚云杉林分类法。首先,一切云杉林分为四大类:

- I. 干燥的盐基丰富的土壤的云杉林。
- II. 干燥的酸性土壤的云杉林。
- III. 或多或少潮湿的肥土的云杉林。
- IV. 或多或少潮湿的瘠土的云杉林。

我們看到,这四类在本质上是根据两个指标来划分的:土壤湿度和肥力;就是說,根据阿列克謝耶夫-波格列布尼亞克系統中所采用的特征来划分的。可是,艾欣格的这四类的进一步細分,已經是完全独創性的。它是以某一云杉林在其占据的地段上从前是什么群落型为基础的。例如,第 I 类再分为下列六个类型:

1. 演替了由山松 (*Pinus mughus*) 构成的矮曲松林的云杉林。
2. 演替了由这种山松构成的(直干)松林的云杉林。
3. 演替了欧松 (*Pinus cembra*) 林的云杉林。
4. 演替了由樟子松 (*Pinus sylvestris*) 构成的松林的云杉林。
5. 演替了由黑松 (*Pinus nigra*) 构成的松林的云杉林。
6. 演替了落叶松林(由 *Larix decidua* 构成)的云杉林。

在其余的三类云杉林中也有类似的細分。

深刻的动态性是艾欣格系統的特点。在这里,一切都以演替为基础。艾欣格认为,每一森林地段的认真和深思熟慮的分析,一定使我們能够确定,某一林型曾經演替了哪一林型,而将来将为哪一林型所演替(当然,如果沒有任何新的外来因素的影响的話)。按照艾欣格的意见,这样的分析不但对于天然森林群落來說,而且对于人类亲手創造的人工林來說,也是可能而必要的。这种分析应当根据乔木种和草本种

及一切其他种的生态的深刻知識,根据这些种作为某些环境条件的指示者的意义。我們將举出人工云杉林的一个地段的分析,来作为例子。*Chaerophyllum cicutaria*、*Impatiens noli tangere* 和 *Petasites albus* 那样的种在草本层中的存在指示了潮湿土壤。同时, *Hedera helix*、*Actaea spicata* 和 *Ranunculus lanuginosus* 的存在,說明这里气候是潮湿而充分温和的。象 *Abies alba*、*Asperula odorata*、*Sanicula europaea*、*Lamium galeobdolon* 等等那样对土壤要求严格的种的存在,說明土壤适合于山毛櫟和冷杉。*Carex digitata*、*Hepatica nobilis*、*Cyclamen europaeum* 那样的种的存在,說明土壤富有盐基。有一些种需要热量: *Quercus robur*、*Carpinus betulus*、*Asarum europaeum*、*Polygonatum multiflorum*。这一切說明,該地段处于温暖的落叶林带內的潮湿土壤上。固然,云杉林的典型伴生种 *Oxalis acetosella*,也大量出现,但这是由于大量的云杉針叶雕落物,使土壤上层具有弱酸性反应,并引起粗腐殖质在土壤上层中的聚积。最后,該作者作出結論,从前这个地点有由山毛櫟和冷杉构成的极潮湿森林,这片森林演替了由櫟树和山毛櫟构成并混有大量桦树的森林。甚至可以判断,这片由櫟树和山毛櫟构成的森林本身也演替了由桦树和灰欓构成的森林。以上述一切为根据,該作者认为該生境不适合于高产量的云杉林,并建議用下列树群之一来代替云杉树群: (1)灰欓純树群; (2)桦树純树群; (3)由麻櫟(上层)和鹅耳櫟构成的混交树群; (4)以麻櫟为上层的櫟树山毛櫟混交树群; (5)由山毛櫟和冷杉构成的混交树群; (6)冷杉純树群; (7)由山毛櫟(20%)、冷杉(60%)和云杉(20%)构成的混交树群; 最后, (8)由迅速生长的杨树构成并以各个不同树种为下层的树群。

按照艾欣格的意见,每一“植被发育型”的完整代表符号,不但应当指明該群落是由什么样的其他群落发生的,而且应当指明它将来可能为什么样的其他群落所演替。在这种情形下,艾欣格 (Aichinger, 1954)建議使用下列的代表符号,來說明过去和将来的某种发育特征:

- ↗代表由要求較不严格的群落向要求較严格的群落的发育(进展发育);
- ↖代表由要求較严格的群落向要求較不严格的群落的发育(逆行发育);
- ▽代表皆伐后的递降发育(посходящее развитие);
- ▼代表矮干(萌蘖)經營时的递降发育。

例如: *Quercetum roboris acidiferens* ↖ **Pinetum silvestris mytillosum** ↗ *Piceetum*。这个“植被发育型”是黑果乌饭树松林,它是在酸性土櫟林地点上由于逆行演替的結果而产生的,将来在进展演替时可能变成云杉林。

另一个例子: *Quercetum cocciferae* ▽ **Brachypodietum ramosi** ↗ *Quercetum cocciferae*。在这里,我們看到一个由 *Brachypodium ramosum* 构成的草本群落,它是在由 *Quercus coccifera* 构成的櫟林地点上在皆伐后发生的,将来可能自然而然地重新为同一櫟林所演替。这样看来,“植被发育型” (Vegetationsentwicklungs-type)的完整代表符号,按照艾欣格的意见,应当是三项式的。組成这个代表符号的三项中的每一项,都是一个群丛。艾欣格 (Aichinger, 1954)指出,根据特征种或者根据优势种(如果没有特征种的話)划分的群丛,永远可以作为在确定植被发育型时

的“标定点”(ориентировочная точка)。

按照匈牙利地植物学家温德尔贝格(Wendelberger)的意见,艾欣格在长久的岁月中开辟了森林植被研究的一条新道路。艾欣格虽然是布瑙-布朗喀的学生,并始终对他致以很大的敬意,但仍然放弃布瑙-布朗喀学派的那些对植物群丛静止理解的基本观点。布瑙-布朗喀的群丛是根据种的确限度而规定的,因而不可能是动态的。固然,布瑙-布朗喀后来也根据区别种把群丛分为生态变型、发生变型和地理变型,但他认为这样的划分具有次要的意义。至于艾欣格,则他写道:“因此,我应当拒绝单纯静态统计方法,虽然这时我也使用或多或少任意的作图法。自然界的生活动态不可能勉强挤入任何的静态拘束衣中”(Aichinger, 1949, 第16页)。关于这一点,温德尔贝格指出,在经常发生山崩、耕地为沟谷冲出物堆积、森林为雪崩所消灭的国家内,静态观点是不可能的。

艾欣格采用作为基本单位的,不是群丛,也根本不是任何群落型,而是“植被发育型”,在这种情形下是“森林发育型”。在另一部著作中(1951a),他也把同样的方法运用于草甸。

尽管艾欣格的系统具有这一切值得赞赏的完整性和动态性,但这个系统中也有一些重大的缺点。在这位作者的一切著作中,都存在着某种宣言性的痕迹。例如,在上面指出的关于云杉林的专题著作中以及在关于云杉林的几乎同样巨大的专题著作中(1952a),艾欣格几乎没有利用其他科学家的无数资料,既没有引用这些资料,也没有列出文献目录。

虽然艾欣格借助于分析种类组成、同土壤的相互关系、某些种的生活强度等等的方法,作出关于某些演替方向的结论,但这一切是根据肉眼来观测的,几乎没有列举任何数字资料。艾欣格几乎没有利用森林调查方法,虽然对于研究森林演替来说,森林调查方法,特别是乔木树种年龄的比较确定,可能提供很多的贡献。他也不大注意某些乔木树种的种子年和天然更新的问题,以及这些树种的整个生物学问题。因此,艾欣格关于某些演替方向的结论,未必令人充分信服。此外,艾欣格显然站在演替顶极理论的立场(虽然他没有强调这一点),这就使人对他的若干结论发生疑问。按照艾欣格的意见,进展演替是导致演替顶极的演替,相反地,逆行演替是脱离演替顶极的演替。然而,这样的理解也是艾欣格本人那么剧烈反对的特殊的“拘束衣”。如果艾欣格不采用对于每一地带来说是统一的演替顶极的概念,而采用根本类型或最好是成型类型的概念,那末,他就会达成一些较令人信服的结果,并避免某些错误。例如,在关于山毛榉林的著作中,艾欣格在很多情形下过高估计朝着丰富的山毛榉-冷杉-云杉林发育的趋向,而过低估计土壤灰化作用的现象,而这些现象在一定条件下常常导致单纯云杉林的优势。艾欣格也忽略了各个整个植物带的动态相互关系的问题。

虽然有这些缺点,但艾欣格的研究工作无疑带来新气象;他的研究工作胜过布瑙-布朗喀学派的工作之处,在于强调演替的研究,因而在很大程度上接近于国民经济的需要。

## 第十节 1954 年世界森林會議和 1956 年牛津森林會議上的林型學問題

1954 年 12 月，在德拉敦（印度）召开了第四屆世界森林會議；森林的分類在該會議上受到頗大注意。曾經選出森林分類專門委員會，以蘇聯代表團團長 B. H. 苏卡喬夫為主席。在這個委員會草擬的會議決議案中，指出林型學對於林業的實際意義，並指出根據蘇聯代表團報告的方法（Сукачев, 1957 a）在地球的各个不同地帶內進行林型典型研究的必要性。會議建議蘇聯代表團擬定進行這些研究的計劃和指示；這一點也已經由蘇聯科學院森林研究所完成了。計劃和指示已經寄給國際森林研究機關聯合會主席團，並在 1956 年 7 月在牛津（英國）舉行的例會上審查。牛津森林會議通過了研究林型的這個計劃和指示，並採取步驟使其迅速出版，以及分發給全世界各个森林科學研究機關。這樣一來，蘇聯蘇卡喬夫學派所發展的林型學原則，已經獲得了國際承認。

B. H. 苏卡喬夫、C. B. 佐恩和 Г. П. 莫托維洛夫（Сукачев, Зонн и Мотовилов）1957 年發表的《林型研究方法指示》，是在把林型解釋為森林生物地理群落的基礎上擬定的，就是說，把森林看作一定的自然統一體，在這個統一體中，該森林地段的植被、動物區系、土壤和大氣都處於密切相互作用中。既然“各个基本的生物地理群落學過程都伴隨著物質和能量的各種不同轉換過程以及生物地理群落各個成分（大氣、土壤-母質）之間的物質能量交換”（Сукачев, 1957 б, 第 11 頁），所以就在這個基礎上為林型和整個植物群叢作出新的定義。這樣看來，從森林學中產生的生物地理群落學說，也正在滲入從事研究其他植被類型（草甸、草原等等）的那些地植物學分支。

為了使在林業中容易利用林型，Г. П. 莫托維洛夫編寫了《方法指示》的最後一章；這一章敘述了在森林經營中運用林型學的方法。最後，以蘇聯歐洲部分混交林帶的所謂第 II 類開發林作為例子，舉出了關於選擇什麼林型的林場設置方案。我們這裡全部引述這個方案（表 4）。

表 4 以第 II 類開發林為例子的關於選擇什麼林型的林場設置方案  
(引自 Мотовилов, 1957)

林 场	加入林場中的林型	林型加入林場中的條件
第 I 類大量出材的松林場	牙孢適松林 黑果烏飯樹松林 舞鶴草黑果烏飯樹松林 鹿蹄草牙孢適松林 地衣松林 混交松林和酢漿草松林	經常
第 II 類大量出材的松林場		如果面積較大，可以設置獨立的林場 如果林型面積不大，可以加入第 I 類 松林場
過度潮濕地段的針葉林場	金髮蘚松林 木賊金髮蘚松林 泥炭蘚松林	經常 如果生產率低，可以劃出林場之外

林 场	加入林场中的林型	林型加入林场中的条件
大量出材的云杉林场	苔草泥炭藓松林 金发藓云杉林 泥炭藓云杉林 黑果乌饭树云杉林 牙疮痘云杉林 混交云杉林和酢浆草云杉林 衍生林型 舞鹤草牙疮痘的樟林和山杨林 舞鹤草黑果乌饭树的樟林和山杨林 椴树和酢浆草的樟林和山杨林 地衣樟林 牙疮痘樟林 黑果乌饭树樟林 金发藓樟林 泥炭藓樟林 木贼金发藓樟林 苔草泥炭藓樟林 木贼金发藓山杨林 苔草泥炭藓山杨林	經常 在种植云杉的条件下 如果面积較大,可以設置独立的林场
制造用材的落叶(樟、山杨)林场		
过度潮湿地段的软质落叶林场		在种植落叶树种作为主要树种的情况下

## 第十一节 某些其他植被类型中的植物群落分类

### 一、草甸植被的分类

任何具体地点的草甸群落分类的最简单方法之一,是查明和描述各个群丛的生态系列,就是說,查明和描述各个群丛由于任何一个因素(例如土壤湿度因素)(而不是象阿列克謝耶夫-波格列布尼亞克图解中那样的两个因素)的变化而发生的空間更替。B. B. 阿略兴(Алехин, 1925 6)举出了次納河(在前唐波夫州內)河漫滩中央部分的群丛生态系列。这个生态系列的存在决定于土壤湿度的空間更替。阿略兴在这里划分出 10 个群丛;其中第一个(土壤湿度最小的)群丛在本质上不是草甸群丛,而是草原群丛;最后几个(最潮湿的)群丛是草甸沼泽群丛;至于該系列的基本部分則是典型的草甸群丛。整个系列是由下列的群丛构成的:

1. Ass. *Festuca sultana* (沟叶羊茅群丛),在春季受到泛滥,但泛滥的时间大概非常短。
2. Ass. *Agrostis canina* (大剪股颖群丛)。
3. 杂类草豆类群丛。
4. Ass. *Alopecurus pratensis* (大看麦娘群丛)。
5. Ass. *Ranunculus acer* (锐尖毛茛) + *Festuca rubra* (紫羊茅) + *Alectrolophus major* (大鸡冠花)。
6. Ass. *Alopecurus pratensis* (大看麦娘) + *Poa palustris* (沼泽早熟禾)。
7. Ass. *Poa palustris* (沼泽早熟禾群丛)。这已經是低位沼泽(极湿沼泽)。
8. Ass. *Beckmannia eruciformis* (茴草群丛)。通常位于浅洼地底部或冲积旧河床上。

9. Ass. *Glyceria fluitans* (沼泽甜茅)。这已經是草甸沼泽群丛；如果洼地更深，这个群丛就发育。

10. Ass. *Glyceria aquatica* (水甜茅)。发育于更低处，已經在水中。

如果水域相当深，那末，在水域的相对深水部分，就发育着 Ass. *Phragmites communis* (芦葦)，在更深水的部分则发育着 Ass. *Scirpus lacustris* (水葱)，其次已經是无植被的水面了。阿略兴声明：在上述的生态系列中，他仅仅指出最常见的、因而是較为典型的群丛。次要的和各种不同的替代类型，并不包括在这里。此外，阿略兴指出，这个系列在茨納河河漫滩范围以外也具有意义。例如，他在沃朗納河(也是在前唐波夫州內)的草甸上也发现了完全同样的系列。

M. B. 马尔科夫(Марков 等人, 1955)为鞑靼自治共和国领土上的伏尔加河河漫滩和卡马河河漫滩的草甸群丛作了一个非常值得注意的生态系列图解。马尔科夫的分类法，是 A. II. 謝尼闊夫在其著作《中伏尔加河流域的伏尔加河草甸》(Шенников, 1930)中采用的生态原則的发展；这个分类法經過稍微改繪成模式图，见于图 16<sup>1)</sup>。

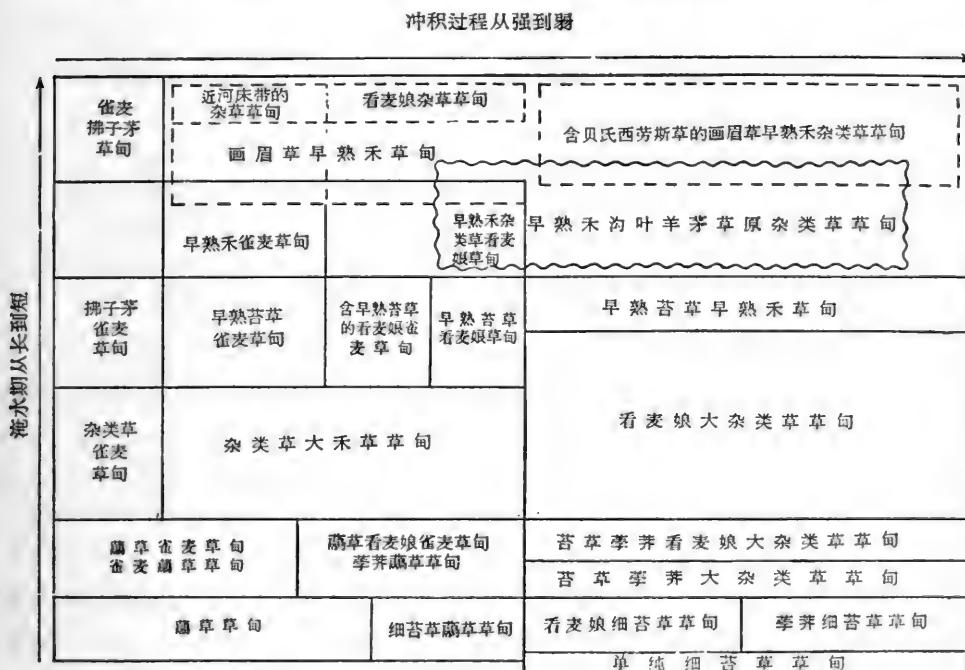


图 16 鞑靼自治共和国领土上的伏尔加河河漫滩和卡马河河漫滩的草甸植被的生态系列图解  
(引自 Марков 等人, 1955)

与上述的 B. B. 阿略兴的生态系列描述不同，马尔科夫的图解具有一个优点，即图解中反映两类因素：淹水期长短和冲积过程强度。这个图解非常类似于 II. C. 波格列布尼亞克的土壤性图解。

在草甸上划分群丛，通常比在森林中稍微困难些。这是因为在草甸上，某些植物

1) 我们把 M. B. 马尔科夫图解的群丛拉丁名称，改写为他的这本著作中使用的本国名称。

种的优势度常常較不明显，而且在草甸上，比在森林中更常观察到各个群落在較小地面的空間間隔排列，观察到不同群丛的各个群落之間的（比在森林中）更平稳的过渡。因此，在草甸类型学中，特別是在較短期的路綫調查时，群丛以上的較大单位，比在林型学中具有更大的意义。

A. II. 謝尼闊夫在其綜合性专题著作《苏联的草甸植被》（Шенников, 1938）中，提出了苏联全部草甸植被的分类法，这个分类法后来又在《草甸学》（1941）一书中作了修訂。謝尼闊夫认为整个草甸不是一个群系綱（A. II. 伊里因斯基和 B. B. 阿略兴則认为是群系綱），而是一个草本植被型；除了这一植被型以外，还有草本草原植被型、草本蕪原植被型、草本水生植被型、草本酸性<sup>1)</sup> 植被型以及由草本一年生植物构成的植被型（Ephemerogetum）。

謝尼闊夫认为草甸植被型（Prata 或 Pratoherbosa）的典型特点，在于“草本多年生中生植物的群丛”属于这一植被型。同时，謝尼闊夫（1938）解释道：“中生植物是指在土壤湿度、通气、热量和矿物质含量都中等的条件下正常生长的植物”（第 433 页）。此外，該作者強調指出：属于草甸的，仅仅是草本多年生中生植物的群丛，而不是它們的族聚（агрегация），也不是它們的层片。

謝尼闊夫把草甸植被型再分为下列 5 个群系綱：

- I. 真草甸，或真中生草甸。
- II. 草原化草甸，或真旱中生草甸。
- III. 蕃原化草甸。
- IV. 水中生草甸，或沼泽化草甸。
- V. 酸中生草甸，或泥炭化草甸。

其次，謝尼闊夫（1941）举出一个值得注意的生态系列图解，正象他所說的，这个图解表明“这些群系綱之間的生态相互关系以及它們在相邻的非草甸的各个群系綱中間的地位”（第 289 页）。这个图解见于图 17。謝尼闊夫还在这些群系綱中的每一群系綱内部继续进行分类，并指出最普遍的群系。例如，在真草甸群系綱（Prata genuina eumesophytica）中再划出下列的群系組：（甲）大禾草真草甸（P. g. magnograminosa）；（乙）小禾草真草甸（P. g. parvograminosa）；（丙）矮禾草真草甸（P. g. nanograminosa）；（丁）大杂类草真草甸（P. g. magnoherbosa）；（戊）小杂类草真草甸（P. g. parvoherbosa）；（己）矮杂类草真草甸（P. g. nanoherbosa）；（庚）大禾草杂类草真草甸（P. g. magnograminosa-herbosa）；（辛）小禾草杂类草真草甸（P. g. parvograminosa-herbosa）；（壬）矮禾草杂类草真草甸（P. g. nanograminosa-herbosa）。

我們引述其中一个群系組划分的各个群系，作为例子。例如，小禾草真草甸（Prata genuina parvograminosa）包括下列的群系：

1. 紫羊茅群系（Festuceta rubrae），

1) 酸性土植物是高位沼泽的旱生形态植物；在这种沼泽上，基质具有高的酸度，因而是生理干旱的，并且缺乏矿物盐类和氮。

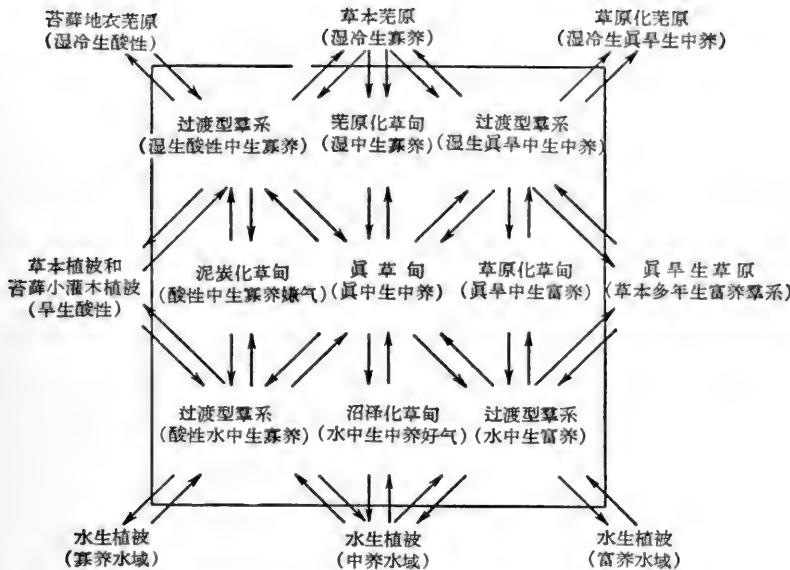


图 17 草甸植被和相邻类型的生态系列图解(引自 Шенников, 1941)

2. 小糠草群系(*Agrosteta albae*),
3. 剪股颖群系(*Agrosteta vulgaris*),
4. 黄花茅群系(*Anthoxantheta odorati*),
5. 六月禾群系(*Poeta pratensis*),
6. 沼泽早熟禾群系(*Poeta palustris*),
7. 凌风草群系(*Brizeta mediae*),
8. 鸡冠草群系(*Cynosureta cristati*),
9. *Atropeta distantis* 群系, 这是该群系组的一个盐生变型。

謝尼闊夫指出, 他的草甸群系分类法是初步的, 但“对于辨别草甸多样性來說仍然可能是有用的”(第 295 页)。后来, 他又强调指出, “各个群系纲、各个群系组和各个群系并不是彼此孤立的综合单位。它们是由一些居间(过渡)环节彼此联系着; 例如, 沼泽化草甸的某一群系中的很多群丛, 都与泥炭化草甸的各个相邻群系极其接近”(同上)。

我(Ярошенко, 1942 б, 1946)曾经对謝尼闊夫的分类法, 特别是对他把草甸植被型当作草本多年生中生植物的群丛所作的定义, 提出了一些批判意见。在指出謝尼闊夫在草甸和草本荒原之间以及在草本荒原和草原之间确定的显著差异的正确性的时候, 必须同时指出: 仅仅根据一个特征(正象謝尼闊夫所作的那样), 就是说, 根据草本多年生中生植物在草甸上的优势、旱生植物在草原上的优势以及湿冷生植物(психрофиты)或“冷旱生植物”(холодные ксерофиты)在荒原上的优势, 是不足以区别这三个植被型的。如果说, 这种用来区别这三个最主要草本植被型的准绳, 对于平原条件来说不致引起特别的反对意见, 那末, 对于山地区域、特别是对于高位山地

区域來說，这个准绳就不能完全适用。在冬季和夏季以及黑夜和白天发生非常剧烈的气候条件更替的高位山地区域内，第一，旱生植物、中生植物和湿冷生植物之間的非常显著的界限已經变得模糊了。第二，在那里，由于在同一个群系范围内生态条件的迅速空間更替，可以在亲緣相近的（在结构上和在发生上都相似的）各个群落中間，既遇到旱生群丛，也遇到中生群丛、湿冷生群丛，或甚至半湿生群丛。在高位山地区域内，中生植物和旱生植物以及中生植物和湿冷生植物等等在其中一起生长的那样的植物群落，并不是罕见的。固然，謝尼闊夫的分类法具有某种灵活性，草甸和草原之間、草甸和蕪原之間等等的过渡型群聚，也在这个分类法中找到自己的地位，但仅仅根据一类特征来为这一切植被型所作的定义本身，显然仍是片面的。在本质上，无论是个別草甸植物或者它們的群聚的中生性，只有在温和气候条件下，例如在苏联欧洲部分中部地带的气候条件下，才能或多或少保持下来。不但在高位山地区域内，而且有时在低地上，例如在远东区的汉卡湖沿岸平原和黑龙江沿岸平原上（这里的湿度状况是特殊的、极其易变的），也只能象征性地提到草甸的中生性。在潮湿的年份內，在长久的夏季雨季內，这些地点的河谷草甸都为水淹没，具有沼泽的状况；而在干旱的年份內，特别是在春季和夏初，这些草甸有时非常干涸，以致它們的状况成为显著旱生的。然而，那里的植物群聚以拂子茅（*Calamagrostis langsdorffii* 和 *C. angustifolia*）的优势为最典型的特征，任何人都不致认为它們不是属于草甸。A. II. 謝尼闊夫也把这些植物群聚列入草甸植被型，认为它們属于泥炭化草甸群系綱；可是，这是不准确的，因为这些群聚的土壤肯定未必是泥炭化的。

另一种处理方法的拟定，目的在于为整个草甸及其个别类型作出适当定义，这样的定义不但使植物学家，而且使农学家、集体农民以及全部生产工作者，都能够充分容易而迅速地确定这些类型。

首先，我要強調指出，在草甸上，必須有大量的多年生禾草型草本植物（指这一語广义而言，就是說，属于这一类的不但有禾本科植物本身，而且有莎草科植物和灯心草科植物）。多年生禾草型植物是一类特殊的生活型；它們在草群中的大量存在，使草群具有一定的結構特点，首先是具有典型的生草从现象。A. II. 伊里因斯基曾經把禾草型植被（Poion）划为一个特殊的植被型；他在这一方面的处理方法是可以理解的。

在把禾草型植被型細分为各个群系綱时，按照我的看法，伊里因斯基非常恰当地注意季节性节律的特点，就是說，注意每年有一个或两个休眠期。有两个相对休眠期（冬季休眠期和晚夏休眠期）的禾草型植被，应当不是属于草甸植被型，而是属于草原植被型（相当于伊里因斯基的 Xeropoion 群系綱）。虽然正象我們以后将看到的，有些草原只具有一个、但非常长的相对休眠期，或更准确地說，只具有一个萧条期（период депрессии），但是，显然沒有一个草甸是具有两个萧条期的。固然，有时在草甸上也观察到草本植物的夏季枯萎，但这种现象仅仅发生于个别的特別干旱的年份，而且与其說是草群生物学特点的后果，不如說是干旱强烈影响的后果。另一方面，有一些草甸在冬季并不停止营养，但它們的生活活动仍然出现某种冬季萧条。其次，我也没有把 Nardeta 型、Cobresieta 型、Festuceta ovinae 型的群聚，列入草甸植被

型；这已經不是遵循伊里因斯基，而是遵循謝尼闊夫了。这些群落的特点，在于土壤灰分物质极其貧乏，而且土壤强烈泥炭化或显著砂质性。此外，这些群落永远在頗大程度上是旱生形态的。构成这些群落的各种植物，基本上属于湿冷生植物这一生态类型。可是，尽管土壤干旱（在頗大程度上是生理干旱）和貧瘠，但在这些群落中占优势的禾草型草本植物，与在草原上不同，沒有形成零乱成堆分布的草丛，而是以自己的紧密生草层几乎整片地覆盖着土壤表面。在某些草甸上（例如在大叶草占优势的草甸上），禾本科或莎草科生草层也覆盖得那么完整，但那里的土壤并不是貧瘠而干旱，相反地，却是肥沃而潮湿。

最后，我也没有把下列这样的草本群落列入草甸植被型：在这样的群落中，禾草型草本植物的参加度不大，以致它們实际上不会形成它們自己所特有的那种特殊草丛。因此，我沒有把堪察加、薩哈林島（庫页島）和高加索高位山地的高草群落以及高加索高山五花草甸（альпийские ковры），列入草甸。根据同样的特征，我也没有把森林火烧迹地上的柳蓝植丛、河旁砂地上的木贼植丛、寧湿盐土上的海蓬子植丛等等，列入草甸。然而，我却把河流运积物上、植物丛生的撂荒地上的冰草植丛等等（虽然它們是短期群落），列入草甸。

应当指出草甸群落土壤的一个极其典型特点，就是說，这里的水分状况是变动的，过度潮湿和或多或少显著干燥間隔交替着。某些土壤学家认为，这样的变动的水分状况，恰恰就决定草甸过程（即草甸成土作用）的特点（Ливеровский и Рубцова, 1956）。这是草甸土壤与沼泽土壤有所区別的重要特性之一（沼泽土壤是經常过度潮湿的）。

这样一来，可以为草甸植被型作出定义，把它确定为包括这样的群落：这些群落具有或多或少发育的多年生禾草生草层或禾草型生草层，仅仅具有一个冬季的、但有时沒有充分表现的相对休眠期，具有这样的土壤，即它們的水分状况以过度潮湿和或多或少显著干燥的間隔交替为特征。

草甸植被型的这一定义，是我在 1957 年作出的。它曾經引起 T. A. 拉波特諾夫（Работнов, 1959）的反对，这些反对意见发表于《什么是草甸？》这一論文中。拉波特諾夫不同意下面一点：草甸植被型的必要特征之一，是由多年生禾草草本植物或禾草型草本植物形成的草丛的或多或少发育。他把河流浅滩上的木贼植丛以及高草群落（высокотравья），都列入草甸；然而按照我的看法，这样的群落不列入草甸植被型，才是較正确的。

木贼植丛是这样的群落：其中，某一植被型的特点根本还没有形成。可以作这样的比拟。在草原帶內的撂荒地植物丛生时，通常观察到下列几个阶段：高杂草阶段（бурьянистая стадия）和冰草阶段（пырейная стадия），此后，草原群落才开始形成。是否可以根据这一点就把高杂草植丛或冰草植丛列入草原植被型？我认为不能这样作。撂荒地上的高杂草植丛，是（类似于河流浅滩上的木贼植丛）不能列入任何植被型的群落。至于冰草植丛，则我們把它列入草甸植被型，即列入“简单草甸”亚型。

我們不是把高草群落列入草甸植被型，而是把它們列入一个特殊的高草植被型；

这个植被型具有残遗的性质，并具有相当间断的分布区（远东区、高加索，并以余波的形式出现于喀尔巴阡山、阿尔卑斯山等等）。当然，这里所指的不是由高茎草本植物构成的杂草植被，例如，垃圾堆上的蕁麻植被。把这样的蕁麻植被和撂荒地上的高杂草植被列入某一植被型，我们不认为是可能的。

最后，T. A. 拉波特诺夫还举出受到牲畜践踏并以斗蓬草占优势的放牧场，来作为不含禾本科植物的草甸的例子。按照我们的观点，这样的放牧场，如果它的禾草生草基础或禾草型生草基础完全破坏，则已经不是草甸：它是草甸的衍生物（或者是我们也把它列入一个特殊植被型的高山五花草甸的衍生物），但不是草甸。

拉波特诺夫也不同意我的定义的另一部分：这一部分规定，草甸的水分状况以过度潮湿和或多或少显著干燥的间隔交替为特征。他认为，在干燥土壤到极潮湿（沼泽化）土壤上，都可能形成草甸，而且土壤湿度变动范围相当宽广。但是，另一方面，拉波特诺夫本人后来指出，草甸之所以不同于沼泽，在于草甸土壤经常（或在营养期的大部分期间内）不是水分饱和，又指出，甚至在极潮湿草甸上，也可能发生表面干涸。拉波特诺夫把草原化草甸，列入干草甸；然而，把草原化草甸解释为干草甸，是应遭受反对的。甚至在苏联欧洲部分的草原化草甸上，通常也观察到充分显著的暂时过度潮湿时期（在雪融时以及在下雨时）。高位山地草甸具有更大的暂时过度潮湿，在那里，经常的雾和极多的露水也促成这一点。

T. A. 拉波特诺夫把草甸确定为“生物地理群落（地段），它们的植被是草本群落，这些群落具有或多或少郁闭的草群，基本上是由多年生中生（即中等水分供应）草本植物构成的，具有冬季营养中断（或剧烈降低），夏季不出现萧条而正常进行营养；草甸土壤具有不同的湿度（从干燥到极湿），不同的湿度变动程度（从高度保证供水到剧烈变动），不同的肥力（从贫瘠到肥沃）和不同的盐渍度（从淡到中度盐渍）”（第42页）。

显然，他并不认为这个定义是彻底的；他希望对草本群落的资料进行更详细的专题研究。按照他的意见，这样的研究将为草甸的概念作出更精确定义提供可能性。

在拉波特诺夫所作的定义中，有一些论点是相互排斥的。例如，一方面规定，草甸基本上是由中生植物（即中等水分供应的植物）构成的，另一方面又指出草甸土壤具有不同的湿度（其中包括干燥），不同的湿度变动程度（其中包括剧烈变动）；这一点也不符合于中生植物的概念。

此外，T. A. 拉波特诺夫所作的草甸定义，并不含有某些最典型的特征，以便把草甸区别于高草群落、草本沼泽以及幼年生境内尚未形成某一植被型的各种各样群聚，以及区别于各种不同的杂草群落。

这一切使得我仍然坚持我在1957年和1958年提出的把草甸当作一个植被型的定义。在发展这个定义时，可以看出，由于过度潮湿时期和干燥时期在程度上和时间长短上的某种相互关系，草甸可能是中生的、半旱生的（微干的）和半湿生的（湿的和极湿的）。可是，上面已经指出，根据这些特征，肯定不是在一切地带和地区内都能容易为草甸进行分类。因此，我用另一些特征，首先是草群的结构，作为对草甸植被型进一步细分的基础。

我們擁有的資料，使我們可以認為：顯著鑲嵌性的存在與否，可以作為草甸群落的一個重要特徵；這個特徵不但反映草甸群落的靜態結構，而且反映它們的發生。根據這個特徵，可以把一切草甸作為一個植被型分為兩個亞型：簡單草甸和複雜草甸。

簡單草甸（Простые луга）。高等植物小群聚僅僅勉強可以辨認，以致草群在水平方向几乎沒有分化。然而，如果這樣的分化在某種程度上表現出來，那末，大多數的小群聚也是尚未形成、尚未成熟。第一，由具有長匍匐根狀莖的禾本科植物和莎草科植物構成的以及形成非稠密草群的很多草甸，都屬於上述情況。例如，由匍匐冰草（*Agropyrum repens*）構成的和由拂子茅（*Calamagrostis epigeios*）構成的草甸，就是這樣。第二，我們把遠東區的由大葉草（*C. langsdorffii*）和狹葉拂子茅（*C. angustifolia*）構成的草甸，以及南高加索東南部和中亞細亞的由白茅（*Imperata cylindrica*）構成的草甸，都列入這個亞型。大多數的人工播種草甸也應當列入簡單草甸。

複雜草甸（Сложные луга）。小群聚表現得或多或少顯著，形成輪廓性鑲嵌，或者形成虽然是平穩性<sup>1)</sup>但可以清楚辨認的鑲嵌。絕大多數的草甸群落都屬於複雜草甸；而且，根狀莖禾草型草本植物和疏叢及密叢禾草型草本植物，都可能是這些草甸群落中的生草層形成者。小群聚是由禾草型草本植物和其他草本植物的各種組合構成的。在輪廓性鑲嵌性的情形下，各個小群聚通常在小地形的各個部位上分布。然而，在平穩性鑲嵌性的情形下，小地形可能几乎不或完全不表現；而各個小群聚的分布較大程度上決定於各個體在種類豐富的群落的條件下茂盛生長和相互作用的特點。

必須指出，根據相對成型的小群聚的表現程度把草甸分為簡單草甸和複雜草甸的方法，雖然對於地植物學家來說是容易運用的，但對於尚未充分掌握地植物學研究技能的農業工作者來說，可能是難於運用的。

可是，實際上，簡單草甸和複雜草甸的定義還由於下面一點而較容易進行：簡單草甸的種類組成比複雜草甸貧乏得多；這種情況見於表5。

表5 沿海邊區的各個草甸群落中的種數

群 从 組	草本植物種總數	起着顯著作用的草本植物種總數
簡 單 草 甸		
由大葉草構成的山地草甸	19	9
由大葉草構成的低地草甸	34	13
河旁的芒植叢	32	15
含早熟禾的由白三葉構成的放牧場草甸	16	12
複 雜 草 甸		
含金蓮花、各種苔草和大葉草的潮濕雜類草草甸	57	45
含芒剪股穎的干燥禾草雜類草草甸	48	30
含各種苔草和大葉草的多草丘沼澤化草甸	46	24

1) “輪廓性”和“平穩性”斑駁性（“контурная” и “плавная” пестротность）這些術語是Л. Г. 拉孟斯基提出的。

表 5 的資料表明,复杂草甸上的种总数比简单草甸上多得多;如果不是比較种类总名录,而是比較在群落中起着某种显著作用的种的名录,那末,差別就更大。沿海边区的复杂草甸上的这样的种的数目,超过简单草甸上的这样的种的数目两倍以上。在那里,简单草甸上的一个以平方米計算的样方上,通常出现的种不超过 5—6 个,而复杂草甸上的同一样方上出现的种則达 10—15 个。

其次,我把简单草甸亚型分为两个群系綱: (1)禾草型单子叶植物占优势的简单草甸,(2)双子叶植物占优势的简单草甸。复杂草甸亚型分为下列的群系綱:(3)疏草丛的复杂草甸,(4)疏草丛和密草丛結合的复杂草甸。群系綱直接分为各个群系(沒有使用群系目和群系組那样一大堆多余的居間单位),群系分为各个群丛組,群丛組分为各个群丛。根据这样的原則,我拟定了远东区沿海边区草甸分类法。可是,这个分类法还未分到群丛,而只分到群系为止,在很多情形下則分到群丛組为止。群系和群丛組恰恰是对草甸作出經濟評定和拟定某些改良步驟的最方便的单位。“草甸”这一术语在我們的分类法中采用,不是指它的經濟含义,而是指它的地植物学含义,就是說,不是把它当作割草地段的同义語,而是当作符合于上述(第 142 页)定义的一定植被型。作为植被型的草甸,可以利用作为割草场,也可以利用作为放牧场;草甸的个别类型可能仅仅具有割草场的意义,或者仅仅具有放牧场的意义,最后,或者兼有这两种意义。

例如,“含巢菜和山黧豆的杂类草豆草草甸(豆草撂荒地)”群丛組中的草甸,几乎仅仅用作割草场;因为在放牧时,这些草甸很快退化,并为其他群落所演替。相反地,含白三叶(*Trifolium repens*)和早熟禾的三叶草草甸,则仅仅是放牧地段。由于草群低矮,这些草甸不能割草。杂类草拂子茅群系中的草甸,既利用作为割草场,也利用作为放牧场。拂子茅和苔草占优势的草甸,也是如此。因此,正象 A. II. 謝尼闊夫那样,我沒有为割草场群聚单独分类以及为放牧场群聚单独分类,而是把它們合并在一个分类方案中,并在每一情形下指出某一群聚的使用特征。禾草或禾草型的多年生生草层在草甸上的存在,不但是草甸的純粹形态学的特点,而且也以特殊的方式影响土壤条件,以及导致某些植物的选择;这些植物是能最好地与禾草或禾草型草本植物相处的植物,其中包括在选择同化由土壤中供应的某些元素及其化合物的能力方面对这些草本植物有所补充的植物。

有一些群聚,其中的禾本科植物在数量上很少,但它們的混杂物非常典型,以致沒有任何根据不把这些群落列为草甸群落。例如,混有六月禾而以白三叶占优势的放牧场群聚,就是这样。

我們在沿海边区的海岸砂地上遇到的野麦(*Elymus mollis*)稀疏植丛,常常含有象海山黧豆(*Lathyrus maritimus*)、日本柳穿鱼(*Linaria japonica*)、伞形科的珊瑚菜(*Phellopterus litoralis*)等等那样植物的典型混杂物;这样的植丛在结构上接近于疏草丛简单草甸。可是,这些植丛仍然不能叫做草甸,甚至不能叫做简单草甸,因为这些植丛中缺少了草甸的一个不可分割的特征(参閱第 144 页),即缺少了土壤,那怕是微弱发育的土壤。在那里,基质是疏松易散的砂,仅仅勉强說是开始进行土壤

形成过程。

芦葦(*Phragmites communis*)植丛和茭白(*Zizania latifolia*)植丛也不能列入草甸植被型，虽然它們在結構上接近于草甸植被型。这些植丛的水分状况是經常过度潮湿，而草甸的水分状况則是以过度潮湿和或多或少显著干燥的間隔交替为特征；这种情况使我們不能把它們列入草甸。

沿海边区草甸的分类大体上如下：

植被型：草甸(Prata)。

亚型：简单草甸(Prata simplicia)。

群系綱：禾草型植物占优势的简单草甸(Prata simplicia gramoideo herbosa)。

群系：由大叶章构成山地草甸(Calamagrosteta langsdorffii montana)。

群丛組：

(甲) 含灌木的山地大叶章草甸(C. l. m. fruticosa)；

(乙) 含剑状苔草的山地大叶章草甸(C. l. m. carieosa)；

(丙) 含大杂类草的山地大叶章草甸(C. l. m. altherbosa)。

群系：由大叶章构成的低地草甸(Calamagrosteta langsdorffii vallicola)。

群系：芒植丛(Misantheta sinensis)。

群系：由拂子茅构成的草甸(Calamagrosteta epigeios)。

群系：藨草草甸(Scirpetia wichuri)。

群系：冰草草甸(Agropyreta repentis)。

群系綱：双子叶植物占优势的简单草甸(Prata simplicia dicotyledono-herbosa)。

群系：含六月禾而由白三叶构成的放牧场草甸(Trifolicta repentis)。

群系：含冰草和六月禾而由萹蓄构成的放牧场草甸(Polygoneta aviculari)。

亚型：复杂草甸(Prata composita)。

群系綱：疏草丛的复杂草甸(Prata composita laxocaespitosa)。

群系：河谷禾草杂类草草甸(Mixtoherbeta graminosa vallicola)。

群丛組：

(甲) 含金莲花、各种苔草和大叶章的潮湿杂类草草甸(Mixtoherbeta humida cum Trollius chinensis, Carex sp. div. et Calamagrostis langsdorffii)；

(乙) 含巢菜和山黧豆的杂类草豆草草甸(豆草撂荒地)(Mixtoherbeta leguminosa)；

(丙) 含异形野古草和芒剪股颖的干燥禾草杂类草草甸(Mixtoherbeta subxerophytica cum Arundinella anomala et Agrostis Trinii)；

(丁) 含芒剪股颖的干燥禾草杂类草草甸(Mixtoherbeta subxerophytica cum Agrostis Trinii)。

群系綱：混交草丛(疏草丛和密草丛結合)的复杂草甸(Prata composita mixto-caespitosa)。

群系：海滨弱盐渍沼泽化草甸(Mixtoherbeta litoralis halophytoso-paludosa)。

群丛組：

(甲) 含薩哈林島針蘭和烏蘇里蓼的沼泽化草甸(Mixtoherbeta paludosa cum

*Heleocharis sachalinensis* et *Polygonum ussuriense*);

(乙) 含小鳶尾的海濱沼澤化草甸 (*Mixtoherbeta paludosa* cum *Iris setosa*);

(丙) 海濱鹽化沼澤化草甸 (*Mixtoherbeta paludosa subsalsa*)。

群系: 含各種苔草和大葉章的多草丘沼澤化草甸 (*Langsdorffii Calamagrostetocariceta paludosa*)。

群丛組:

(甲) 各種苔草占優勢的多草丘沼澤化草甸 (大葉章苔草草甸) (*Cariceta langsdorffio-calamagrostosa*);

(乙) 大葉章占優勢的多草丘沼澤化草甸 (苔草大葉章草甸) (*Calamagrosteta langsdorffii caricosa*)。

群系: 杂類草大葉章草甸 (*Calamagrosteta langsdorffii mixtoherbosa*)。

群丛總組: 高山矮草草甸 (*Pratula alpina*) (альпийские лужайки)。

這個分類法的基礎是把一切草甸作為一個植被型分為兩個亞型: 簡單草甸和複雜草甸; 我們看到, 這種劃分是以小群聚表現程度為根據的。進一步分為各個群系綱, 是以某些首先決定群落結構的植物生活型為根據的; 而劃分為各個群系, 則首先是某些植物種的優勢為根據的。然而, 如果群落是多優勢種的, 就是說, 如果群落中有很多優勢種, 那末, 在群系的名稱中還加入生境特徵, 例如群系“河谷禾草雜類草草甸”和群系“海濱弱鹽漬沼澤化草甸”。各個群丛組是根據種類組成的特點來劃出的, 也是首先根據優勢種來劃出的。至於群丛, 則我們暫時僅僅在很少情形下加以劃出, 因此沒有把它們列入分類方案中。可以在含劍狀苔草的山地大葉章草甸這一群丛組中, 舉出下列的群丛來作為群丛的例子: (1) *Ass. Calamagrostis langsdorffii + Carex xyphium* 和 (2) *Ass. Calamagrostis langsdorffii + Carex xyphium + Syringa robusta*。屬於含金蓮花、各種苔草和大葉章的潮濕雜類草草甸這一群丛組的, 有下列的群丛: (1) *Geranium vlassovianum + Valeriana alternifolia-Dryopteris thelypteris-Onoclea sensibilis* (蕨類雜類草群丛), (2) *Filipendula palmata + Valeriana alternifolia + Calamagrostis langsdorffii* (含大葉章的雜類草群丛), 等等。群丛的拉丁名稱是根據那怕只占相對優勢的種而定的, 而在某些情形下則根據確定種 (按照 Л. Г. 拉孟斯基所理解的含義) 而定; 例如, 群丛 *Filipendula palmata + Valeriana alternifolia + Calamagrostis langsdorffii* 中的大葉章, 就是確定種。以“etum”和“osum”為語尾的拉丁名稱, 對於草甸群从來說是不十分方便的, 因為群从名稱常常必須包括兩個以上的植物名稱。至於群丛組和群系的拉丁名稱, 則在這一方面遵照 А. И. 謝尼闊夫 (Шенников, 1938), 在它們的名稱中加上語尾“eta”。

А. И. 謝尼闊夫還劃出草原化草甸和蕪原化草甸作為特殊的群系綱, 這是根據他的單純生態觀點而來的。可是, 在編制以生態群落學為基礎的分類法時, 草原化草甸和蕪原化草甸作為獨立的單位不能找到自己的位置。例如, 屬於蕪原化草甸的混有密叢禾本科植物甘松茅 (*Nardus stricta*) 和西格寧草 (*Sieglungia decumbens*) 而以疏叢禾本科植物剪股穎 (*Agrostis vulgaris*) 占優勢的中歐草甸, 我把它列入混交草叢複雜草甸這一群系綱 (*Prata composita mixto-caespitosa*); 然而, 也屬於蕪原化草

甸的以同一种剪股颖占优势但已經不混有密丛禾本科植物而混有蝶须(*Antennaria dioica*)和柔毛山柳菊(*Hieracium pilosella*)的草甸，我們則把它列入疏草丛复杂草甸这一群系綱(*Prata composita laxocaeptosa*)。可是，这两类草甸都是蕪原化草甸，因为其中混有蕪原生态的植物(旱生形态的瘠土植物和酸性植物)。在第一种情形下，甘松茅和西格宁草是这样的蕪原成分，在第二种情形下，蝶须和柔毛山柳菊是蕪原成分。但是，这两对蕪原种尽管在生态上相似，但属于完全不同的生活型，因此，它們在群落中的或多或少显著混杂，决定了群落的不同结构，使这些群落列入不同的群系綱。

在生态群落学分类法中，A. II. 謝尼闊夫的“沼泽化草甸”和“泥炭化草甸”那样的群系綱，也混在一起。它們分散在若干群系綱中。例如，芦葦沼泽化草甸和孤苔草(含 *Carex vulpina* 的)沼泽化草甸，列入禾草型植物占优势的简单草甸群系綱；須草泥炭化草甸、須草苔草泥炭化草甸和很多苔草泥炭化草甸，则列入疏草丛和密草丛结合的复杂草甸这一群系綱。

## 二、草甸植被型同草原植被型及蕪原植被型的关系

为了使我們所采用的各个草甸群系綱向草原植被型和蕪原植被型的生态群落学过渡成为明显的，我們將討論草原和蕪原(пустошь)这些概念的定义。E. M. 拉甫連科(Лавренко, 1940)把草原植被型(Steppa)确定为“以草本旱生多年生植物(主要是生草丛禾本科植物，而较少是根状茎禾本科植物或杂类草)占优势为特征”(第2页<sup>1)</sup>)的植被型。可是，这个定义需要許許多的修訂和补充。我把以前(Ярошенко, 19426, 1953, 1955)提出的論点加以发展，把草原确定为这样的群落，这些群落具有发育的多年生禾本科植物生草丛或禾草型植物生草丛，能够忍受长期干旱，但这一点在很多情形下并不排除它們忍受显著暂时潮湿的能力。草原群落的萧条(相对休眠)期，不但出现在冬季，而且出现在該自然地区所固有的植物营养期的較不利部分。一些草原群系的萧条期从夏季下半期就开始(針茅草原、羊茅草原)，另一些草原群系的萧条期在深秋才开始，而且繼續到次年6月底(亚洲东部杂类草野古草草原)。最后，草原群落具有特殊的结构，在这样的结构中，各种基本优势植物形成稠密生草丛或密株，这些密草丛或密株彼此并不衔接，就是說，不形成整片的草层，而这些密草丛或密株之間的空隙则生长着較不稠密的草。由此可见，草原群落的结构以至少两个小群聚型的镶嵌为特征：(1)以針茅、羊茅、草原苔草和其他植物的密草丛占优势，或者以密株占优势(西伯利亚菊艾)，或者甚至以木质垫状类型占优势(胶黃蓍)，或者以真正灌木占优势(錦鸡儿)，(2)空隙植被。草原群落的镶嵌性，通常是部分輪廓性的，部分平穩性的。在一些小群聚之間，界綫清楚，在另一些小群聚之間，界綫是逐漸的、平稳的；但通常是或多或少清楚的小群聚界綫占优势。

密草丛的草原禾本科植物和草原苔草的特点如下：它們的草丛并不形成草丘，就是說，并不在土壤表面上向上增高，相反地，它們的草丛在頗大程度上沉入土壤中，隨

1) 后来，E. M. 拉甫連科(Лавренко, 1954)还加入低温性(抗寒性)那样的草原植被特征。

着草丛发育的程度，土壤中形成碗状沉陷。这也是对干旱的适应；这种适应作为草原密草丛植物的典型特点，是塔吉安娜·盖德曼（Гейдеман, 1931）第一次注意到的。

草原群落与我所采用的草甸植被型的各个亚型和各个群系纲之间的生态群落学相近程度，可以用下列的叙述来说明。

简单草甸在结构上与草原群落相差很远。在简单草甸的群落中，各个小群聚仅仅处于萌芽状态；而在草原群落中，小群聚具有明显镶嵌的特征。疏草丛复杂草甸在结构上也与草原群落很少相似。甚至如果这些草甸的各个小群聚不是形成平稳性镶嵌，而是形成轮廓性镶嵌，那末，这种镶嵌也完全不类似于草原群落的镶嵌。可以说，疏草丛复杂草甸是最特殊的专化的草甸群系纲。可是，草甸同草原的联系可以借助于下列的方式来实现：草甸种侵入草原群落，而草原种侵入草甸群落。在第一种情形下，产生了草甸化草原（例如高加索高位山地的草甸化斑叶羊茅草原）；在第二种情形下，产生了草原化草甸。可是，在地植物学文献中，草原化草甸这一术语常常用来指混有草原旱生植物的一切草甸群落，而不管这个群落是草原发生草甸化或者草甸发生草原化的结果。在这种情形下，要以优势特征为根据。如果草甸植物占优势，则说是草原化草甸；而如果草原植物占优势，则说是草甸草原。

混交草丛复杂草甸与草原群落在结构上具有相当显著的相似性。在混交草丛复杂草甸上，正象在很多草原上那样，密丛禾草型草本植物在一些小群聚中占优势，而疏丛禾草型草本植物和杂类草在另一些小群聚中占优势。有一些草甸群落，其中混杂着具有沉陷生草丛的蕪原性密丛禾本科植物或莎草科植物，例如甘松茅（*Nardus stricta*）、嵩草属（*Carex*）的各个种等等；这些草甸群落与草原在结构上具有特别大的相似性。可是，这样的蕪原化草甸在土壤条件方面大大不同于草原：蕪原化草甸的土壤通常相当贫瘠，在某种程度上泥炭化，这一点是草原所完全没有的。只有周期性水分亏缺，才使蕪原化草甸土壤和草原群落土壤有些相似；这一点也导致这两种群落的植物种形成相似的旱生形态特点，例如沉陷生草丛、窄而硬的叶等等。在混交草丛复杂草甸中，有一些草甸，其上的密草丛不是由具有沉陷生草丛的植物形成的，相反地，是由聳立成草丘状的生草丛的植物形成的；这样的草甸与草原在结构上具有稍微少些的相似性。例如，须草（*Deschampsia caespitosa*）草甸就是这样的草甸；在这些须草草甸上，除了须草本身以外，通常还有禾本科的剪股颖（*Agrostis canina*, *A. vulgaris*），或者还有黄花茅（*Anthoxanthum odoratum*）、紫羊茅（*Festuca rubra*）等等。于是形成了这样的混交草丛草甸，其中，须草本身的密草丛形成了虽然不高但充分显著的草丘，而其余的禾本科植物则大多形成疏松草丛。很多草甸苔草，例如丛生苔草（*Carex caespitosa*）、具附属物苔草（*C. appendiculata*）等等，形成高的草丘；这样的生草丛的聳立性更加显著。在投影下，这些草甸的镶嵌非常类似于草原镶嵌；但有一点不同，即密丛禾本科植物和苔草的生草丛，不是（象草原密草丛草本植物那样）沉陷于土壤中，而是相反地，在土壤表面上聳立成草丘状。这也是一种适应；当然，这种适应不同于草原上发生的那种适应：在草原上，生草丛的沉陷保护生草丛免于干燥；而在草甸上，生草丛的聳立则保护生草丛免于过度潮湿。

至于蕪原，則關於把它們當作一個特殊植被型的問題，是 A. II. 謝尼闊夫首先提出的；他認為蕪原的特徵是其中占優勢的不是中生植物，也不是旱生植物，而是濕冷生植物，例如，甘松茅(*Nardus stricta*)、曲折須草(*Deschampsia flexuosa*)、各種嵩草(*Cobresia*)、羊茅(*Festuca ovina*)等等。我(Ярошенко, 1953)曾經把草本蕪原確定為這樣的群落，即其中占優勢的密叢禾本科植物或莎草科植物形成整片或幾乎整片的生草層，因而為其餘植物留下很少地點。那麼稠密的草叢為泥炭形成造成條件，以致土壤缺乏灰分物質，瘠土植物占優勢。此外，我還指出，蕪原的季節性發育在整個植物營養期內都或多或少均勻地進行，它們的營養期在冬季(這時群落處於雪下)也時而較顯著、時而較不顯著地繼續著。留貝爾(Rübel, 1925)指出，很多種所謂高山鋪地植物(Alpenmatten)在雪下越冬，仍然完全保持綠色。看看這些種的名錄，就不難相信，至少大多數的這些種不是草甸植物，而是蕪原植物。例如，蝶須(*Antennaria dioica*)、柔毛山柳菊(*Hieracium pilosella*)、山百里香(*Thymus serpyllum*)等等，都屬於這一類。稍彎苔草(*Carex curvula*)、堇菜羊茅(*Festuca violacea*)、三裂燈心草(*Juncus trifidus*)、甘松茅(*Nardus stricta*)等等，部分地保持綠色越冬，它們也主要是蕪原植物。至於以非綠色狀態越冬的種，則留貝爾舉出的主要是一些草本植物，例如柔毛拂子茅(*Calamagrostis villosa*)、克蘭-委陵菜(*Potentilla crantzii*)等等。

上述的蕪原特徵描述是不十分準確的，而主要是不完全的。例如，顯然不是對於一切蕪原群聚都必須有整片或幾乎整片的生草層。這一點可能只是蕪原植被型的一個群系綱的特點。另一方面，是否應當把草本蕪原和苔蘚蕪原或地衣蕪原都合併為一個植被型(考慮到它們之間的逐漸過渡)，或者它們仍然是不同的植被型；這一點是不清楚的。灌木和小灌木蕪原(也可以叫做廣義的歐石南灌叢)在分類系統中的地位，也是不清楚的。

關於這一點，我們提一提幾個基輔地植物學家不久以前發表以供討論的《烏克蘭共和國植被分類》。在這裡，除了灌叢(Fruticeta)、草原(Steppa)、草甸(Prata)等等那樣的植被型以外，還劃出一個植被型——蕪原(Ericeta)；這個植被型只有一個群系綱，即小灌木蕪原(Ericifruticuleta)；這個群系綱包括下列的群系：黑果烏飯樹灌叢(*Vaccinieta myrtilli*)、都食灌叢(*Vaccinieta uliginosi*)、歐石南灌叢(指這一語的狹義)(*Calluneta vulgaris*)。同時，甘松茅群落(*Nardeta strictae*)以及常綠苔草群落(*Cariceta sempervirentis*)和含稍彎苔草的三裂燈心草群落(*Junceta trifidi*)，則列入蕪原化草甸(Prata frigidisicca)，就是說，列入草甸植被型。但是，這種劃分法引起了很多的疑問，因為在生態上、外貌上和結構上，上述的草本群聚與草甸之間的差別，並不亞於上述幾位作者劃出的“蕪原”植被型與“灌叢”植被型之間的差別。因此，我認為，區分出下列三個單獨的蕪原植被型，顯然是較合適的：草本蕪原(*Nardeta*, *Cariceta curvuli*, *Cobresieta*)，小灌木蕪原(*Vaccinieta myrtilli*, *uliginosi*, *vitis-idaeae*)，地衣蕪原(*Cetrarieta*, *Cladonieta*)。在這樣的劃分下，草本蕪原在生態群落學上稍微接近於某些草甸群落，首先是接近於混交草叢複雜草甸群系綱中的蕪原化草甸。然而，它們僅僅在生態上，但不是在群落學上、不是在結構上，稍

微接近于疏草丛复杂草甸群系綱的蕪原化草甸。

### 三、草原植被的分类

在轉而討論草原群落的类型学时,我們將首先討論 E. M. 拉甫連科的分类法;这个分类法是在批判地研究了 Г. Н. 維索茨基(Высоцкий)、Б. А. 凱勒尔(Келлер)、И. Н. 克雷洛夫(Крылов)、И. К. 帕却斯基(Пачоский)、И. И. 斯普雷根(Спрыгин)、В. Б. 阿略兴(Алехин)和其他杰出的植物学家兼草原学家的分类法之后提出来的。E. M. 拉甫連科(Лавренко, 1940)在其专题著作《苏联的草原》\*中提出了第一个分类方案,并在 1954 年巴黎举行的第八届国际植物学会議上所作的关于欧亚大陆草原区域的草原及其地理、动态和历史的报告中提出了第二个虽然沒有什么改变但稍微改善的分类方案。

E. M. 拉甫連科在欧亚大陆的范围内划出下列三个基本的草原类型(这些基本类型显然相当于草原植被型的各个群系綱):

- (1) 典型草原(真草原),
- (2) 草甸草原,
- (3) 荒漠草原。

除了这三个基本的草原类型以外,还有一些分布較不普遍的草原类型:其中一些类型既出现在山区内,也出现在平原上,而其余的类型則只出现在山地区域内。E. M. 拉甫連科(Лавренко, 1954)认为下列的草原类型是欧亚大陆的分布較不普遍的类型:

- (4) 灌木草原,
- (5) 百里香草原,
- (6) 半薩王納草原,
- (7) 多刺草本草原,
- (8) 胶黃蓍草原,
- (9) 冻草原(蕪原化草原)。

И. Х. 布留孟塔尔(Блюменталь, 1956)对这个分类法作了进一步发展,他建議下列的詳細划分:

溫和气候草原: (1)真草原, (2)草甸草原, (3)冻草原或湿冷草原, (4)荒漠草原, (5)山地湿土草原(сазывая степь)。

亚热带草原: (6)亚热带真草原, (7)亚热带冻草原, (8)亚热带荒漠草原, (9)亚热带山地湿土草原。

我們看到,“溫和气候草原”和“亚热带草原”这两个亚型的进一步細分,已經是根据湿度状况和部分地根据温度状况;而且,真草原具有草原的最典型的湿度条件,荒漠草原較为旱生,相反地,草甸草原是半旱生的。按照我的意见,“冻草原”这一术语是不恰当的:最好把这些草原叫做蕪原化草原,因为蕪原化草原这一术语规定这些草原与其說适应于寒冷气候,不如說适应于寒冷土壤,更准确地說适应于由于泥炭性而

\* E. M. 拉甫連科著(祝廷成、张紳譯):《苏联的草原》,科学出版社,1959 年。——譯者注

稍微加温的土壤，这样的土壤而且常常是生理干旱或在生理上稍微干旱的。在亚热带草原这一亚型中再划出冻草原，是完全不恰当的。在亚热带气候下，也未必可以划出薰原化草原，因为那里根本不可能在草原植被下发生泥炭形成过程。H. X. 布留孟塔尔假想地举出高加索高位山地的斑叶羊茅群落(*Festuceta variae*)，作为亚热带冻草原的例子；但这样是不恰当的。高加索高位山地的斑叶羊茅草原，当然不是亚热带气候所固有的，而是温和气候所固有的，无论在任何情形下都不是薰原化草原，因为泥炭聚积完全不是这些草原的土壤的特征。它们是在南方高位山地条件下最温暖和排水良好的地点的群聚。它们在布留孟塔尔的分类方案中没有找到位置。北美洲普列利群落的某些类型也没有列入这个方案中。如果说，“混交普列利群落”(Mixed prairie)和“帕鲁士普列利群落”(Palouse prairie)可以毫不勉强地列入温和气候真草原，而“加利福尼亚普列利群落”(California prairie, Pacific prairie)至少大部分可以列入亚热带气候真草原，那末，就已经很难为所谓滨海普列利群落(Coastal prairie)寻找位置了，虽然这个群落与布留孟塔尔的“亚热带山地湿土草原”的确具有极其微少的相似处。至于所谓真普列利群落(True prairie)，则已经在布留孟塔尔的分类方案中找不到位置了。这一点说明，这个分类方案需要重新修订。显然，把一切草原划分为两个气候亚型是不够的，亚型的数目必须较多；而且这些亚型应当反映草原的最重要特征之一，就是说，反映草群在该地点固有的植物营养期内的萧条的某种期限和特征，或者简单地说，反映营养萧条的某种期限和特征。应当根据这个特征来划分草原的各个亚型，这些亚型当然在自己的基础上将反映气候特点。以这一点为根据，可以把草原植被型分为下列几个亚型。

1. 温和夏旱气候草原。营养萧条在晚夏，有时（例如在外贝加尔地区草原上）表现得不显著。H. X. 布留孟塔尔方案的一切“温和气候草原”，大概仅仅除了某些“冻”草原以外，都属于这一亚型。这一亚型可以再分为：（甲）真草原，（乙）草甸草原，（丙）薰原化草原，（丁）荒漠草原，（戊）山地湿土草原。我们指出，芨芨草草原（含 *Lasia-grostis splendens*）、赖草草原（含 *Aneurolepidium pseudoagropyrum*）和某些其他草原，属于布留孟塔尔的山地湿土草原。山地湿土草原的特征是具有干燥气候，但土壤经常潮湿或暂时潮湿，有时土壤表层也过度潮湿。芨芨草群聚属于山地湿土草原是没有疑问的，但赖草群聚在其结构上接近于草甸。

2. 温和冬旱气候草原（真普列利群落）。营养萧条正好在春季，因此，绝大部分的优势种是晚期营养的植物，多雨的夏季促成它们的发育。北美洲真普列利群落属于这一类；它本身再分为以木腰子针茅(*Stipa spartea*)、粗鼠尾粟(*Sporobolus asper*)、异鳞鼠尾粟(*S. heterolepis*)、带状须芒草(*Andropogon scoparius*)、落草(*Koeleria cristata*)、史氏冰草(*Agropyrum smithii*)和格兰马草(*Bouteloua curtipendula*)占优势的高地(Uplands)普列利群落，以及以叉状须芒草(*Andropogon furcatus*)、俯垂须芒草(*A. nutans*)、野高粱(*Sorghastrum nutans*)、带状黍(*Panicum virgatum*)、加拿大野麦(*Elymus canadensis*)占优势的低地(Lowlands)普列利群落。我把苏联沿海边区的杂类草野古草普列利群落和杂类草芒普列利群落（含 *Arundinella anomala*）

*la* 和 *Misanthus sinensis*), 也列入这一类。

3. 温和高位山地气候草原。这种气候不可叫做夏旱气候, 也不可叫做冬旱气候, 但夏季下半期仍然出现不大显著的干旱。因此, 正象在第一亚型中那样, 营养萧条在晚夏。可是, 这里的干旱基本上是土壤干旱(陡峭山坡的强烈径流促成这一点), 而空气湿度仍然相当大。高加索和欧洲西南部山地(阿尔卑斯山、比利牛斯山)的高位山地斑叶羊茅草原, 属于这一亚型; 它可以再分为: (甲) 真草原, (乙) 草甸草原(其中大部分属于草甸化草原)。欧洲山地密穗草草原(*Seslerietia*) 显然应当列入上述最后一类。

4. 干燥亚热带草原。营养萧条非常显著而长久, 从6月开始, 一直继续到整个9月。从秋季起, 冬性短生植物的无数幼苗重新返青。这次返青在整个冬季内保持着, 并在早春导致短生植被的蓬勃发育; 到6月初, 这些短生植被已经完全枯萎, 留下的仅仅是多年生的优势种和建群种。南高加索和中亚细亚的白草草原(含 *Andropogon ischaemum*) 以及毛冰草(*Agropyrum trichophorum*) 占优势的草原, 都属于这一亚型。这两类草原是干燥亚热带的所谓真草原; 但除了它们以外, 还可以划出干燥亚热带的荒漠和山地湿土草原。

草原植被型分为各个基本亚型的上述分类法, 大大不同于我提出的草甸植被型分类法。在草甸分类法中, 作为基础的是群落结构; 而在草原分类法中, 作为基础的是为气候所决定的群落季节性节律特征。可是, 这么不同的原则都是由草甸植被和草原植被的本性本身中推出的。在草甸植被型中, 没有季节性节律多样性; 在那里, 在某种程度上显著的中生性占压倒优势, 缓和了气候对比; 然而, 草甸在结构上仍然比草原在更大程度上多种多样。草原的情况则不同: 那里的情况决定于各种气象因素的剧烈季节性变化, 这一点在草原的各个不同类型中以不同的方式表现出来。总之, 必须认为, 在各个不同植被型的分类法中, 不应当遵循统一的死板公式。

至于草原植被的各个亚型或群系纲的进一步细分, 则我们举出典型草原(或真草原)这一群系纲划分为下列群系组的分类法, 来作为例子(Лавренко, 1940)。

- (甲) 生草丛禾草真草原(*Steppa genuina caespitoso-graminosa*);
- (乙) 根状茎禾草和根状茎苔草的真草原 (*Steppa genuina rhizomato-graminosa et rhizomato-caricosa*); 中央西伯利亚和外贝加尔地区;
- (丙) 杂类草真草原(*Steppa genuina herbosa*); 外贝加尔地区。

其次, 拉甫连科又在生草丛禾草真草原这一群系组(以这一群系组为例子)的范围内划分一些群系亚组。其中一个是“杂类草稀少的生草丛禾草真草原”群系亚组, 它包括下列的群系:

- (1) 针茅群系(*Stipeta: Lessingianae, ucrainicae, sareptanae* 等等);
- (2) 羊茅针茅群系 (*Festuceto-Stipeta: Lessingianae, ucrainicae, sareptanae* 等等);
- (3) 羊茅群系(*Festuceta: sulcatae, pseudoovinae*);
- (4) 隐子草群系(*Cleistogeneta: squarrosae*);

(5) 隱子草針茅群系(*Cleistogeneto-Stipeta: capillatae*);

(6) 冰草群系(*Agropyreta: pectiniformis, sibirici* 等等)。

拉甫連科的草原分类法,也象謝尼闊夫的草甸分类法那样,沒有划分到群丛,甚至沒有划分到群丛組。Г. И. 多赫曼 (Дохман, 1936) 編制的伊希姆森林草原北部的群丛生态发生学系列方案,可以作为較詳細的、具地方性的和划分到群丛組的草原植被分类法的例子。在这个方案中,不但举出草原的各个群丛組,而且举出樺林地段的各个群丛組(盐化草甸群丛組和碱土群丛組)。表6是多赫曼方案中有关草原群聚和最接近于草原的过渡型群聚的那一部分。

表6 伊希姆森林草原北部的群丛生态发生学系列方案(引自 Дохман, 1936)

群丛綱	群丛組	地 形	土 壤
生草丛闊叶禾草杂类草群丛綱(生草丛禾草、根状茎禾草和北方草原杂类草占优势)	1. <i>Stipa rubens</i> + <i>Poa pratensis</i> + <i>Filipendula hexapetala</i> 2. <i>Stipae</i> ( <i>St. rubens</i> , <i>St. joannis</i> ) + <i>Calamagrostis epigeios</i> + <i>Filipendula hexapetala</i>	隆起的、排水良好的高原和坡地 排水良好的高原和坡地	碱化黑土。在 30—35 厘米深处起泡沸反应 碱化黑土。在 40—50 厘米深处起泡沸反应
闊叶禾草杂类草群丛綱(根状茎禾草和北方草原杂类草占优势)	3. <i>Calamagrostis epigeios</i> + <i>Libanotis sibirica</i> + ( <i>Stipa joannis</i> )	同上	碱化黑土。在 45—55 厘米深处起泡沸反应
杂类草闊叶禾草群丛綱(北方杂类草和根状茎禾草占优势)	4. <i>Libanotis sibirica</i> + <i>Filipendula hexapetala</i> + ( <i>Stipa joannis</i> ) + <i>Poa pratensis</i> 这些土壤大多已經开垦。大多数的植物群落位于沒有播种的地点,次生植物群落不大显著,主要是杂类草植物群落,即草原成分同森林成分的混合物	最良好的高原,长丘	淋溶中度厚黑土。在 100—105 厘米深处起泡沸反应

必須指出,这个方案仍然不是最好的,这一点主要是指土壤条件的描述而言。例如,头三个典型草原群丛,在土壤特征方面根本描述得不充分。毫无疑问,这些群丛中的土壤彼此間的不同,不但在于泡沸反应的深度,而且也在于很多其他特征,显然首先在于机械組成,因为机械組成在頗大程度上决定土壤的坚实程度,特別是上层的坚实程度。此外,在这个方案中也沒有反映經濟利用的性质。

Г. И. 多赫曼 1954 年发表的关于乌拉尔山脉南端的穆戈札雷山区植被的专题著作,是非常值得注意的。这个山区,絕對高度达 600 米,与半荒漠平原接壤,以致 A. B. 普罗佐罗夫斯基(Прозоровский, 1940a)把它列入“北方半荒漠”带。可是,在該山区內,占优势的是处于各个不同形成阶段中的草原群聚,仅仅在河谷中,由黑蒿(*Artemisia pauciflora*)构成的荒漠群丛的侵入体,才占显著优势。

穆戈札雷山区草原植被具有非常五光十色的复合的特征。这一点使得在植被中

表 7 針茅群系的各个分类单位

群系						Stipeta
群丛綱	1. 針茅石生植物杂类草群丛綱					
群丛組	1 —	2 Stipa capillata + Artemisia campestris		3 Spiraea hypericifolia- Stipa capillata		4 Stipa Festuca
群丛	1 Stipa capillata-Artemisia lessingiana	2 Stipa capillata + (Stipa lessingiana) + Artemisia campestris	3 Stipa capillata + Artemisia campestris	4 Spiraea hypericifolia-Stipa capillata-Artemisia campestris	5 Spiraea hypericifolia-Stipa capillata	6 Stipa capillata-Festuca sulcata-Artemisia incana
群丛变型 (亚群丛)	—	—	—	—	Spiraea hypericifolia-Stipa kirghisorum + Stipa capillata	—

1) 虽然禾本科植物是优势种,但是植物种的主要部分是草原杂类草。

2) 潮湿变型;群丛 7 到较潮湿的群丛 8 的过渡,显然是通过这一变型而实现的。

划分各个群丛、群系和其他分类单位是不够的,因为这些植被单位地段的面积很小,甚至不可能把它們繪在大比例尺图上。因此,除了各个分类单位以外,还必須使用复合体单位或景观单位,并把它們繪在图上。多赫曼为穆戈札雷山区拟定了这两套单位的系統。多赫曼采用群丛作为基本分类单位,并主要根据优势种(建群种)把各个群丛合并成群系。穆戈札雷山区的各个基本群系如下:

来氏蒿群系(*Artemisieta lessingiana*),

薩氏針茅群系(*Stipeta sareptanae*),

长針茅群系(*Stipeta lessingiana*),

針茅群系(*Stipeta capillatae*),

灰白蒿群系(*Artemisieta incanae*)。

薩氏針茅群系在分布面积上占优势(41.5%),而針茅群系在这一方面占最后一位(5.2%)。可是,針茅群系是較成熟的群系,它在穆戈札雷山区的起伏不平部分具有显著表现的成型(按照我的理解)特征。多赫曼用下列方式描述了这些群系在山坡上的发育:当第一批植物在石质裸地上定居时,在先鋒阶段之后,形成了来氏蒿群系的植物群聚,其組成中以石生植物起着很大作用;其次,这些群聚就为薩氏針茅群系的群聚所演替,后来,随着土壤形成过程的继续进行,薩氏針茅群系就为长針茅群系所演替。土壤形成过程的继续进行导致长針茅群系为針茅群系所抑制。穆戈札雷山区的山坡条件下的情况就是这样。在波状高原(准平原)上,植被的发育以另一种方式进行。在这里,植被发育从盐渍化基质开始(富有盐生植物的灰白蒿群系的群聚占据着这些基质),后来导致灰白蒿群聚为薩氏針茅群系所演替。后来,正象在山坡上

## capillatae

2. 針茅草甸草原杂类草群丛綱<sup>1)</sup>

capillata-sulcata.	—	—	—	—	—	—	—
7 Stipa capillata-Festuca sulcata	8 Stipa capillata-Calamagrostis epigeios	9 Caragana frutex + Stipa capillata + Festuca sulcata	10 Stipa capillata + Stipa rubens	11 Stipa capillata + Stipa joannis	12 Stipa capillata + Festuca sulcata + Koeleria glauca	13 Stipa capillata + Artemisia arenaria + Festuca beckeri	
Stipa <sup>2)</sup> capillata-Festuca sulcata	—	—	—	—	—	—	—

那样，薩氏針茅群聚本身为长針茅群聚所演替，而后者又为針茅群聚所演替。最后，在穆戈札雷山区所有的“白垩第三紀高原”上，我們看到薩氏針茅群系的单独优势。

在每一群系的范围内，多赫曼划出各个群丛綱，又把群丛綱細分为各个群丛組、各个群丛，最后分为各个群丛变型(亚群丛)。后者并不是根据优势种来规定，而是根据确定种来规定(Л. Г. 拉孟斯基方法)。

我們举出針茅群系(*Stipeta capillatae*)(也叫做具毛針茅群系)内部的进一步划分，来作为例子(表 7)。多赫曼也为其余群系举出了类似的分类方案。但是，除了这样的系統分类以外，他还举出景观分类。在后一种分类中，基本单位也是群丛，但各个群丛已經不是根据相似性而合并，而是根据地域相邻性而合并。在这样的景观分类中，群丛以上的較大单位已經不是群系，而是群丛复合体。复合体是一些群丛地段的結合，这些群丛属于同一或不同的群系，有时还属于不同的植被型，例如在草原上嵌入一些荒漠群聚斑点。Б. А. 凯勒尔从土壤学中借用复合体(复区)这一概念，在地植物学中首先加以使用；他把复合体确定为各个群落的頻繁交替，在这种情形下，“植物群丛的各个斑点和条带交織成特殊的五光十色的組織”(Димо и Келлер, 1907, 第4页)。如果两个或更多的复合体結合成一个更复杂的整体，那末，这已經是复合体的复合体，或叫做大复合体(макрокомплекс)。各个大复合体有规律地彼此結合起来，形成一个更大和更复杂的整体，叫做特大复合体(объединение)或植物景观(фитоландшафт)。

某一个复合体或大复合体根据什么原則而命名呢？多赫曼(Дохман, 1954)指出：“名称应当反映整个单位的各种个性，就是說，反映各个基本的主要的植物种，尽可能

反映这些种的生态和外貌,以及反映优势群丛”(第 47 页)。例如,在穆戈札雷山区的微波状高原(准平原高原)区域内的未完全发育的小角砾土壤上,多赫曼(Дохман, 1964)描述了石质草原针茅灌木大复合体,D. *Spiraea hypericifolia*–*Stipa capillata*。字母“D”表明,在这个大复合体中,占优势的是群丛 *Spiraea hypericifolia*–*Stipa capillata*。此外,这个大复合体中还有三个群丛:群丛 *Atriplex cana*–*Artemisia incana*; 群丛 *Anabasis salsa* + *Nanophyton erinaceum*; 群丛 *Atriplex cana* + *Artemisia pauciflora* (第 57 页)。

最后三个群丛出现于碱土上。上述的石质草原针茅灌木大复合体,连同各个其他大复合体一起,合并为两个特大复合体。多赫曼把其中一个叫做“准平原薩氏針茅大針茅灰白蒿”特大复合体。这个特大复合体是由下列的大复合体构成的。

大复合体的名称	占特大复合体面积的百分率
石质草原薩氏針茅灰白蒿大复合体,D. <i>Stipa sareptana</i> – <i>Artemisia incana</i> .....	32.3
石质草原薩氏針茅来氏蒿大复合体,D. <i>Stipa sareptana</i> – <i>Artemisia lessingiana</i> ...	14.9
碱土黑蒿大复合体,D. <i>Artemisia pauciflora</i> .....	12.1
石质草原大针茅大蒿大复合体,D. <i>Stipa capillata</i> + <i>Artemisia campestris</i> .....	9.0
长针茅大复合体,D. <i>Stipa lessingiana</i> .....	6.5
薩氏針茅灰白蒿大复合体,D. <i>Stipa sareptana</i> + <i>Artemisia incana</i> .....	5.6
石质草原灰白蒿大复合体,D. <i>Artemisia incana</i> (极端的生态类型).....	4.5
石质草原大针茅灌木大复合体,D. <i>Spiraea hypericifolia</i> + <i>Stipa capillata</i> .....	4.4
碱土灰白蒿滨藜大复合体,D. <i>Atriplex cana</i> – <i>Artemisia incana</i> (极端的生态类型)	4.1
薩氏針茅长针茅大复合体,D. <i>Stipa lessingiana</i> + <i>Stipa sareptana</i> .....	3.8
石质草原薩氏針茅来氏蒿灌木大复合体,D. <i>Spiraea hypericifolia</i> – <i>Stipa sareptana</i> – <i>Artemisia lessingiana</i> .....	0.9
石质草原来氏蒿大复合体,D. <i>Artemisia lessingiana</i> .....	0.6
石质裸地植被.....	0.5
杂类草禾草苔草草甸大复合体.....	0.4
碱土灰白蒿大复合体,D. <i>Artemisia incana</i> (极端的生态类型) .....	0.2
盐化碱土盐生假木贼大复合体,D. <i>Nanophyton erinaceum</i> + <i>Anabasis salsa</i> .....	0.1

在穆戈札雷山区的中部和北部,多赫曼总共划出 25 个大复合体,它们合并为 5 个基本的特大复合体;然而,同一个大复合体通常不是含于一个特大复合体中,而是含于两个或更多的特大复合体中。

在穆戈札雷山区的例子中,我们看到,山地区域的植被是多么复杂和五光十色。此外,在穆戈札雷山区,植被的复杂性由于下面一点而加强:在这里,除了占优势的草原植被以外,还有碱土群聚以及甚至荒漠群聚。

在半荒漠植被的研究中,不但分类学单位的确定和描述,而且景观单位(地域单位)的确定和描述,都具有很大意义;因为半荒漠植被特别常常是复合性的。半荒漠植被常常是荒漠群丛地段和草原群丛地段的复合体(图 18)。荒漠群丛以旱生小半灌

木(蒿类、猪毛菜类等等的一些特殊的种)占优势;草原群丛常常以旱生生草从禾本科植物占优势。固然,也有这样的半荒漠群丛,其中一起生长着荒漠植物和草原植物。但是,正象 A. B. 普罗佐罗夫斯基(Прозоровский, 1940a)正确指出的,这样的过渡也出现在各个其他植被型之间,例如出现在草甸和草原之间(草原化草甸);把这样的过渡划为特殊的植被型,是没有任何根据的,何况它们并没有普遍分布。因此,整个半荒漠植被应当看作一个大的地植物学景观单位,而不要看作地植物学分类单位。这一点决不会与半荒漠带在草原带和荒漠带之间的存在相矛盾。



图 18 諾蓋半荒漠的 *Salsola dendroides*-*Artemisia lercheana* 群丛

从俄罗斯平原以西,草原群落的分布大大受到限制。如果说,早在十九世纪,草原群落在匈牙利的多瑙河沿岸平原上分布着或多或少显著的面积(普施塔群落),那末,在波兰、捷克斯洛伐克、奥地利、瑞士、德国、法国,草原植被型的群落仅仅以一些不大的地段出现在丘陵和低山的坡地上,而其中的某些群落出现在砂质沉积物上。也有人提出这样的看法:中欧的一切草原群落都具有人为的、森林破坏后的性质。然而,如果几乎整个中欧从前曾经覆盖着森林这种说法是可靠的,那末,这一点也并不排除草原群落在人类活动开始以前在那里就存在的可能性,虽然人类由于森林采伐和放牧而大大促成草原群落面积的扩大。问题在于草原群落现在也不但在人类活动加以促成的地点上形成,而且在天然的林隙地上、特别是在櫟林中间的天然林隙地上形成。天然林隙地存在的时间,与森林本身存在的时间一样长久。高克勒(Gauckler)、普列伊斯(Preis)等人对中欧草原群落最初起源的天然性,都提出了类似的看法。梅

塞尔(Meusel, 1940)特別彻底地以概括的方式就整个中欧提出了这种观点。

在关于中欧旱生草本群落(“Grasheiden”的专题著作中,梅塞尔以构成这些群落的各个植物种的分布区的分析为基础,提出了这些群落的分类法。他区分出4个中欧草原“植被型”:

- (1) 大西洋-亚大西洋草原植被型,
- (2) 远高山草原植被型(前高山草原植被型),
- (3) 亚地中海草原植被型,
- (4) 大陆草原植被型。

大西洋-亚大西洋草原植物型包括海滨、砂丘和各种新(“无生命”)生境的砂地草原(Sandfluren)。银草群落(Corynephoretum)是这一草原植被型的最好表现。

远高山(前高山)草原植被型包括悬崖和角砾质陡峭山坡以及冰碛丘陵区域的群落。这首先是指Seslerieta,就是說,密穗草(*Sesleria coerulea*)群落。这些群落具有很多替代(在地理上彼此替换)群相,其中有一些在喀尔巴阡山,因此,可以更广泛地提到前高山-喀尔巴阡山草原群聚。

亚地中海草原植被型首先包括向阳的、干燥的悬崖和石质坡地的群落,这些群落較为缺少多年生禾本科植物,但富有旱生小灌木和小半灌木,例如瑞香(*Daphne cneorum*)、石蚕(*Teucrium chamaedrys*)、山石蚕(*T. montanum*)、灰半日花(*Helianthemum canum*)、福满半日花(*Fumana procumbens*)等等,以及富有地下芽植物和一年生植物。多年生禾本科植物占优势的某些群落,也接近于亚地中海草原植被型。这首先是指早在1892年施略脱(Schröter)建議合称为Xerobrometum的那一群落周期(цикл сообществ)。在这些群落中,占优势的是直雀麦(*Bromus erectus=B. riparius*),但杂类草的多年生代表种也极其多种多样。这些Xerobrometa在中欧西南部特別常见;在那里,它們分布于上述的无森林的亚地中海小灌木草原(Felsheide)群聚和森林之間,形成有时較广闊而有时較不广闊的边缘地段。

最后,中欧大陆草原植被型包括在植物区系上和生态上最接近于俄罗斯平原草原的那些草原群落。这首先是指矮苔草(*Carex humilis*)起着显著作用的那些群落,即指广义的Caricetum *humilis*,它可以再分为Caricetum-Stipetum(含有針茅)和Caricetum-Brometum(含有直雀麦)。象Л. Г. 拉孟斯基(Раменский)以及美国的克提斯(Curtis)、顾达尔(Goodall)和某些其他科学家那样,梅塞尔(Meusel)坚持植被“連續性”的观念。因此,他并不重視群系和群丛的划分;他认为,某一植被单位等級的规定根本是人为的。但是,他仍然使用各个不同科学家所描述的群丛,把群丛看作各个基本植被型的“地理群相”和“变型”,他建議首先根据地理特征,利用构成群落的各个植物种的分布区学分析方法,来确定这些基本植被型。应当指出,这种方法的确提供了清楚划分中欧4个基本草原植被型的可能性;这些基本植被型不但在构成植被型的各个种的地理分布方面,而且在生态上和群落学上都清楚地彼此区别开来。

#### 四、沼泽植被的分类

在一些科学家的著作中，例如在 A. Ф. 佛列罗夫(Флеров)、A. И. 伊里因斯基(Ильинский)、B. B. 阿略兴(Алексин)、Д. К. 捷罗夫(Зеров)、W. 沙菲尔(Сафер)等人的著作中，沼泽被当作植被型、群系纲或“泛群系”(panformation) (Du-Rietz)；而在另一些科学家的著作中，例如在 P. И. 阿波林(Аболин)、B. Н. 苏卡乔夫(Сукачев)、Ю. Д. 秦捷尔宁(Цинзерлинг)、Н. Я. 卡茨(Кац)的著作中，沼泽则被解释为景观型。

按照 Ю. Д. 秦捷尔宁(Цинзерлинг, 1938)的意见，在苏联的沼泽景观中，出现 9 个不同的植被型：

- (1) 森林植被型，
- (2) 灌丛植被型，
- (3) 草本植被型，
- (4) 水生苔藓植被型，
- (5) 小灌木植被型，
- (6) 地衣植被型，
- (7) 苔类植被型，
- (8) 微生植被型(藻类占优势)，
- (9) 湿冷生苔藓植被型。

按照 Ю. Д. 秦捷尔宁的意见，沼泽作为景观型的特征如下：“(1)经常过度潮湿(但地面没有经常停积的水层，或者水层很浅，只有几厘米，不超过 20 厘米)，(2)未充分分解的有机物质以泥炭的形态大量沉积，泥炭就成为这些景观的植被的基质”(第 355 页)。我們看到，这个定义的第二部分对于沼泽來說虽然是典型的，但不是必要的。有一些沼泽并没有泥炭，例如，这样的沼泽常常在湖泊植物丛生的最初几个阶段中产生。

虽然经常过度潮湿是整个沼泽景观型的特征，但这个景观所含的个别群落可能没有过度潮湿。例如，地衣群落、很多泥炭藓群落等等，就是这样。然而，在每一具体沼泽景观中，这样的群落的作用通常不大。因此，它们并不破坏过度潮湿的一般景象。但如果这样的群落的作用加强，那末，这意味着，沼泽景观开始退化，逐渐为其他的景观型(草甸景观型、森林草甸景观型、森林蕪原景观型等等)所演替。

我們將討論 Ю. Д. 秦捷尔宁举出的构成沼泽景观的各个群落型中的几个。

我們看到，Ю. Д. 秦捷尔宁把第三型叫做草本植被型，显然他是认为把这一型直接叫做草甸植被型是不正确的。实际上，除了沼泽化草甸以外，沼泽景观中常常含有这样的草本群聚，它们已經不符合于草甸的定义，那怕仅仅因为这些草本群聚的土壤不是暂时过度潮湿，而是经常过度潮湿。例如，各种羊胡子草(*Eriophorum*)、几种灯心草(*Juncus*)等等占优势的群落，就是这样的群聚。它们应当列入一个特殊的植被型，叫做沼泽草本植被型，或者直接叫做草本沼泽植被型。

可以举出苏联欧洲部分的由胶櫟(*Alnus glutinosa*)构成、南高加索的由鬃毛櫟

(*A. barbata*) 构成以及远东区的由毛赤杨 (*A. hirsuta*) 构成的沼泽化榼林，来作为沼泽景观的典型森林群落的例子。沼泽化榼林以及含有松和落叶松的沼泽，也是大家知道的。

一些科学家(苏卡乔夫、阿略兴、秦捷尔宁)把沼泽化森林列入森林植被型，另一些科学家(布拉吉斯)(Брадис)则把它列入沼泽植被型。前者根据乔木生活型在这些群落中的优势，后者则根据基质的经常过度潮湿。也有一些沼泽，其上的乔木彼此相隔很远地星散分布着。这样的群落已经完全不能列入森林植被型了。例如，西伯利亚和远东区的落叶松“马里(мары)群落”(沼泽化落叶松林、苔草拂子茅草甸和泥炭沼泽的复合体——译者注)，就是这样的群落。

灌丛植被型在沼泽上主要是柳丛。把沼泽化柳林列作为一个特殊植被型，未必是有根据的。在本质上，它们不应当从沼泽化森林分开，何况柳林常常在榼林砍伐后的地点上发育，或者在沼泽与河漫滩接邻的地点上围绕着榼林而发育，或者在河流冲积物的植物丛生和沼泽化的过程中出现于榼林以前。

秦捷尔宁划出的水生苔藓植被型，最好按照 B. H. 苏卡乔夫(1926)的意见，叫做沼泽灰藓植被型，并从其中去掉一切的过渡型群丛，其中包括泥炭藓占优势的过渡型群丛。这样一来，就划出一个特殊的沼泽灰藓植被型。在沼泽灰藓植被型的各个群聚中，占优势的不是草本植物或木本植物，而是由偏叶藓属 (*Drepanocladus*)、*Calliheron* 属、纽藓属 (*Aulacomnium*) 等等的灰藓。沼泽灰藓群丛出现于供水或多或少富有可溶性矿物质的沼泽。苏卡乔夫把这些群丛列入地下供水低位沼泽一类。与这一类相反，大气供水沼泽(高位沼泽)一类的特点是寡养泥炭藓占优势。

秦捷尼宁的小灌木植被型，正象他的草本植被型那样，在本质上也不是一个植被型，而至少是两个植被型：沼泽小灌木植被型(例如都食植丛、喇叭茶 (*Ledum*) 植丛等等)，蕪原小灌木植被型(例如高地上的牙疮疽植丛，也可以含于沼泽景观中)。这两个小灌木植被型在水分状况上彼此区别很大。前者是湿生的，后者是湿冷生的；这一点当然不排除它们之间存在着过渡型群落。

地衣植被型可以连同蕪原小灌木植被型(广义的欧石南灌丛)一起，列入各个蕪原植被型一类，不是把它直接叫做地衣植被型，而是叫做蕪原地衣植被型。这个植被型在冻原带内分布最广；在那里，它不但含于沼泽景观的组成中，而且形成独立的景观，在有些地方占据着很大的面积。顺便指出，整个冻原本身，不是一个植被型，甚至不是一个景观型，而是一个自然带；在这一带的范围内，有各个不同的景观型，其中包括冻原带沼泽。总之，在说到沼泽作为一个景观型的时候，我们仅仅涉及这个概念的一般方面。实际上，地球的各个沼泽含有许多沼泽景观型；这些景观型在各个不同的自然带和自然省内是不同的。Н. Я. 卡茨(Кatz, 1948)的专题著作专门讨论苏联和西欧的沼泽的按带划分和按省划分，其中划出 100 个以上的沼泽景观型。

最后，苔类植被型和微生植被型，按照秦捷尔宁的意见，出现于形成泥炭的灰藓或泥炭藓已经死亡之后的泥炭露出地面的湿洼地上。在这些情形下，泥炭表面覆盖着一层苔类和藻类。芬兰沼泽学家把这样的群落叫做“里姆比(римпи)群落”。既然

苔类和藻类(主要是蓝藻、鼓藻和硅藻)在这些地点上通常一起出现,所以划分两个特殊的植被型未必是正确的。最好划成一个植被型,把它叫做苔类微生植被型。

经过这些修改之后,可以作出結論: 至少在北半球条件下的沼泽景观的形成中,可能有下列几个植被型参加: 森林植被型,草甸植被型,沼泽草本植被型,沼泽灰藓植被型,沼泽小灌木植被型,各个蕪原植被型(包括蕪原小灌木植被型和蕪原地衣植被型),沼泽泥炭藓植被型,苔类微生植被型。

如果沼泽地段的小地形不大显著,那末,每一个这样的地段可能为一个群丛或几个群丛占据着; 这些群丛属于上述各个植被型中的任何一个。但如果小地形表现得較为显著,那末,沼泽就具有复合的特征; 而在这样的复合体的組成中,可能有各个不同植被型的群落参加。

Н. И. 皮雅甫岑科(Пьявченко, 1955)区分出泥炭沼泽复合体的三个类型(他把它們叫做亚型):

(1) 多边形泥炭沼泽复合体,由于冻裂而造成,分布于极北区;

(2) 丘状(或长丘-丘状)泥炭沼泽复合体,分布于前一类型的較南处,但仍然在永冻土区域內;

(3) “阿帕(аапа)沼泽”(湿洼地泥炭沼泽复合体)\*,分布于永冻土区域以南。

在每一个泥炭沼泽复合体中,观察到下列小地段的結合: (甲)較干燥的高地,通常分布着瘠土植被,(乙)大多非常潮湿的低地,分布着肥土和中土植被。

沼泽学中采用群相(Фация)作为复合体单位;这个单位在內容上大致相当于复合体,有时相当于 Г. И. 多赫曼所理解的大复合体。

В. Д. 洛巴津(Лопатин, 1954)描述了列宁格勒州托斯納区的所謂格拉特戈沼泽(Гладкое болото)的各个沼泽复合体; 他根据其中占优势的群丛或群系来确定群相。其次,把各个相似的群相合并成群相組,把各个群相組合并成亚型; 其中每一亚型都具有一定的营养特点,就是說,具有富养、中养、寡养和失养(дистрофное питание),这些营养类型的某种結合。这些营养类型符合于沼泽发育的4个順序阶段: 从灰分物质强烈聚积到灰分缺乏,并导致泥炭极少聚积,以致沼泽开始死亡(失养阶段),并为其他景观所演替。

根据营养特征确定的各个沼泽亚型,后来再合并成一些植被型。洛巴津为格拉特戈沼泽总共确定3个植被型: 苔藓草本沼泽植被型,草本泥炭藓沼泽植被型,泥炭藓沼泽植被型。

我們將举出草本泥炭藓沼泽植被型中的富养中养亚型的进一步分类,来作为例子。这个亚型包括下列的群相組和群相:

(甲) 泥炭藓沼泽群相組。

沼泽群相{  
Sphagneta magellanici + Sphagneta apiculati,  
Sphagneta centralis + Sphagneta subsecundi.

(乙) 多草森林沼泽群相組。

\* 瑞典北部苔草丛和泥炭藓丛混交沼泽。——譯者注

沼泽群相 *Betuleto-Sphagneta + Equiseteta limosi*。

(丙) 森林沼泽群相組。

沼泽群相 *Betuleto-Sphagneta*。

每一群相都是一个镶嵌性的群丛复合体，其中各个群丛属于一个植被型或几个植被型，例如，多草森林沼泽群相組的沼泽群相就是这样。

不难看出，在 B. Д. 洛巴津的分类法中，群相組、亚型和植被型都不是各个不同群相的一些空间接邻地段的复合体，就是說，不是类似于 Г. И. 多赫曼所理解的大复合体和特大复合体那样的复合体，而是根据优势种和营养类型的相似性把各个群相合并的結果。換句話說，洛巴津的沼泽群相組、亚型和植被型，是分类单位，而不是分布学单位。E. A. 加尔金娜 (Галкина, 1955) 在为森林带沼泽进行分类时采取了另一种处理方法。她区分出一些沼泽小景观，这些小景观大致相当于群相，而且大多是2—3个群丛的复合体；其次又区分出一些中景观，这些中景观是小景观复合体；最后区分出大景观，即中景观复合体。

如果把 E. A. 加尔金娜的沼泽分类法和 Г. И. 多赫曼的穆戈札雷山区草原分类法进行比較，那末，就可以指出，中景观大致相当于 Г. И. 多赫曼的大复合体，而大景观大致相当于特大复合体。

在 E. A. 加尔金娜的方案中，沼泽中景观的分类占着中心地位；这个分类的特点是其中非常注意沼泽地段的輪廓，这一点在航空照片判讀时具有意义。我們將引述 E. A. 加尔金娜的沼泽中景观型名录(表 8)。

表 8 沼泽中景观型

(根据 E. A. 加尔金娜，轉引自 Викторов 等人, 1959)

中 景 观 型	航 空 照 片 的 某 些 特 点
1. 无排水道浅洼地沼泽中景观。	形状近圆或椭圆，輪廓閉合，岸綫切割非常微弱。
2. 細谷沼泽中景观。	輪廓帶状。由于各个不同細谷汇合的結果，岸綫强烈切割。
3. 有排水道鍋地沼泽中景观。	沼泽形状扇形，朝着排水地点逐漸縮窄。
4. 流水鍋地沼泽中景观。	沼泽外形近圆或椭圆，但輪廓不閉合。
5. 坡麓沼泽中景观。	特征：沼泽与河流、湖泊的基岸接邻，与阶地斜坡接邻，由于沼泽发生泥流而引起折叠形成的結果，沼泽上布滿一些与坡麓平行的綫。
6. 河滩沼泽中景观。	沼泽长形。位于河流附近，窄堤把沼泽和河流隔开。
7. 浅湖和浅灣的緩坡的沼泽中景观。	环状或豆状。在多湖泊的地区內普遍分布。
8. 三角洲沼泽中景观。	分布于沒有蓄水区而在泛滥期内潮湿的小溪和小河上。漏斗状，从河口起到远离河口的泛滥区部分为止逐漸加宽。
9. 河漫滩沼泽中景观。	河流下游的河漫滩所固有。镰刀状 <sup>1)</sup> 。
10. 由于旱地沼泽化而发育的沼泽中景观。	外形极其不一定(这种类型的航空照片最难判讀)。

1) 这个类型还很少研究。

我們看到，Ю. Д. 秦捷尔宁、B. Д. 洛巴津、E. A. 加尔金娜不是把沼泽解释为与森林植被型、草甸植被型和其他植被型平行的一个植被型，而是把它解释为包含不同植被型的群丛的一个景观型。在另一个学派的各种最新的著作中，可以举出 E. M.

布拉吉斯(Брадис, 1959)建議的巴什基里亞自治共和國沼澤分類法。該作者認為沼澤植被是“一個植被型，它主要由特殊的沼澤植物—沼生植物(中水生植物)—形成，并或多或少混有广生态幅(在湿度条件方面)的种以及中生植物。在沼泽上，中生植物生长于非沼泽的条件下；例如，在苔草丘的顶部或在桦林中的树干附近隆起处，就造成这样的条件。沼生植物正常地处于經常过度潮湿的条件下，但从来不完全沉沒于水中，而沉水生活方式則是水生植物(水中植物和沿岸水生植物)所固有的。沼泽植被的基质通常是泥炭，较少是粘质潜育土”(第92页)。

經常过度潮湿，与此有关的沼生植物的优势，以及泥炭化土壤或粘质潜育土，—这些特征使沼泽植被型大大不同于一切其他植被型，而且使得人們可以把无论乔木、灌木、草本、灰藓和泥炭藓都占优势的各个群落，合并为一个沼泽植被型。虽然这一切优势种属于不同的生活型，但它们有一个共同点，即它们都是沼生植物。E. M. 布拉吉斯的出发点就是这样。她的巴什基里亞天然沼泽植被的分类法如下：

群系綱：富养沼泽。

群系組：森林沼泽。

群系：松林群系，云杉林群系，桦林群系，椴林群系。

群系組：灌木沼泽。

群系：桦丛群系，柳丛群系。

群系組：草本沼泽。

群系：芦葦群系，刺茅(*Scolochloa*)群系，水甜茅群系，木贼群系，丘状苔草群系，根状茎小苔草群系。

群系組：草本苔藓沼泽。

群系：芦葦灰藓群系，根状茎苔草灰藓群系，丘状苔草灰藓群系，舒安(*Schoenus*)灰藓群系，根状茎苔草泥炭藓群系。

群系綱：中养沼泽。

群系組：森林和疏林的泥炭藓中养沼泽。

群系：云杉松泥炭藓群系，桦松泥炭藓群系，桦泥炭藓群系。

群系組：草本泥炭藓沼泽。

群系：苔草泥炭藓群系，羊胡子草苔草泥炭藓群系。

群系綱：寡养沼泽。

群系組：森林和疏林的泥炭藓寡养沼泽。

群系：松泥炭藓寡养群系，含受抑制的松疏林的泥炭藓群系。

群系組：泥炭藓沼泽。

群系：褐色泥炭藓群系，中泥炭藓群系，凸尖泥炭藓群系。

群系組：地衣沼泽。

在 E. M. 布拉吉斯的分类法中，群系直接包括各个群丛，而不是各个群丛复合体。例如，丘状苔草灰藓群系包含一些群丛，这些群丛以苔草为第一层，而以灰藓为第二层，而且灰藓显然在該群系中的各个苔草丘之間形成自己的微生物群落。这样看来，布拉吉斯在編制这个分类法时，似乎默认，构成巴什基里亞沼泽地面的背景的，不

是群丛复合体，而是纯群丛。然而，实际上是这样吗？显然不是，因为布拉吉斯本人也指出，“巴什基里亚沼泽的植被是非常有趣和特殊的；这些沼泽具有不同营养的复合体；在这些沼泽中，复合体的各个成分属于不同的发生学亚型”（第94—95页）。长丘湿洼地沼泽和其他复合沼泽就是这样；但它们没有被列入布拉吉斯的分类法中，因为它们的植被，按照E. M. 布拉吉斯的说法，是“群聚复合体，这些群聚在各个不同的分类法部分中找到自己的地位”（第94页）。

在进行沼泽植被分类时，B. I. 洛巴津、E. A. 加尔金娜等人采用的景观处理方法，或者E. M. 布拉吉斯采用的群系处理方法，哪一种较好，这是可以争辩的。但是，如果布拉吉斯愿意彻底地发展关于把沼泽植被当作与森林植被型、草甸植被型、草原植被型平行的单一植被型的思想，那末，她应当在自己的分类法中再划出一个或几个复合沼泽群系纲。虽然在这些复合沼泽的每一群系中，都包括不同营养类型的各种沼泽的群落，但是把这一切群落合并在一起的，恰恰就是使布拉吉斯能够划出单一沼泽植被型的那些特征本身。这些特征是：优势种的沼生性，经常过度潮湿，泥炭或粘质潜育土的基质。

在我们的简单概述中，我们将不讨论荒漠植被、半荒漠植被、冻原植被和某些其他植被类型的分类原则。我们的目的仅仅在于涉及在植被分类时可能产生的某些引起争辩的问题。在进行复合植被的分类时，这些问题特别尖锐；我们已经在沼泽的例子中加以说明了。一个研究家要克服这一切困难，据我们看来，应当遵循下列的要求。

1. 划分的各个分类单位应当是容易识别的，因而能够成为经济措施的基础。
2. 这些单位应当不是根据植物群落的一个特征，而是根据它们的很多特征。
3. 它们应当尽可能反映发育，就是说，反映较复杂群落从较简单群落中的形成。
4. 它们应当反映每一植被类型的特点。这一点已经在上面我们提出的草甸植被型和草原植被型的各个亚型的例子中表明了。在草甸植被型中，各个亚型是根据结构特征划出的，而亚型下面的单位则是根据结构特征和生态特征划出的。在草原植被型中，各个亚型是根据生态特征划出的，而亚型下面的单位则是根据结构特征和生态特征划出的。

## 第八章 植物群落的动态

正象我們已經看到的，植物群落不是停滞不动的，而是不断在改变着的形成物。这些变化的基本类型如下：

(1) 季节性变化(сезонное изменение)；(2)逐年变化(разногоднее изменение)，即群落在不同年份內由于某一年的气象因素和其他条件而引起的变化；(3)局部演替(частная смена或 сукцессия)；(4)一般演替(общая смена)；(5)群落演化(эволюция ценозов)。

每一群落在其生存的任何时刻都在改变着，这种变化总是包含上述5种类型的成分。实际上，群落在其生活的每一时刻：(1)经历着其季节性发育的各个时期之一；(2)反映着当年的条件的影响；(3)处于为任何其他群落所演替的道路上；(4)处于整个地域植被一般演替的影响下；(5)经历着自己演化的各个阶段之一。由此可见，这一切变化都不外乎是植被发育的統一的总过程之各个不同方面。

局部演替，是在植被占据的每一个別地段上实现的演替。換句話說，这是一定植物群落的演替。当然，实现某种局部演替所需的时间，通常比长期演替(вековая смена)或所謂一般演替所需的时间短得多。一般演替是指含有很多不同植物群落的每一植被带或大区所发生的演替。

上述的一切变化类型彼此密切联系着，并在頗大程度上相互制约着。例如，逐年变化以及甚至季节性变化，为局部演替准备着条件。这一点可以从下面的情形中追溯出来：某一群落的正常的季节性演替进程，在某些原因的影响下，特别是在該地域气候的影响下，变得极其緩慢。例如，在高加索的亚高山帶內，可以遇到特殊的高草群落。这些高草群落的特征是巨型宽叶杂类草占优势，而禾本科植物的数量极少，几乎不形成草丛。可是，根据我的观察(Ярошенко, 1948)，在高草群落已經处于其分布区边缘的亚美尼亚北部，高草群落的早春季相使它們接近于草甸群落。在这个季节內，草群的高度勉强达50—60厘米，在草群中起着显著作用的是下列禾本科植物的草丛：鴨茅(*Dactylis glomerata*)、早熟禾(*Poa iberica*)、大羊茅(*Festuca gigantea*)等等。

接近夏季，宽叶杂类草生长得比人还高，抑制并几乎完全排挤禾本科生草丛。然而，如果我們想象，高草群落的早春季相由于气候原因大大“拖延”，以致沒有为夏季相所演替，那末，我們将因而认为，高草群落已为草甸群落所演替。这样的演替在亚美尼亚北部的确是观察到的，演替的原因既在于人类的活动(高草群落的割草)，也在于自然的原因(当人类的干涉不显著时)，最可能是对土壤形成过程也发生作用的气候变化。在这两种情形下，高草群落的早春季相无疑为这样的演替准备了条件。

群落的季节性变化和逐年变化一方与群落的局部演替另一方之間的区别，是十分显然的；两者之間的密切联系和相互制约，是十分显然的。这些变化一方与一般（长期）演替和群落演化另一方之間，也具有自己的区别以及密切联系和相互制约。

此外，必須强调指出，在群落发生季节性变化和逐年变化的时候，群落仍然是該群落本身，就是說，它仍然沒有为另一个群落所演替，虽然这种演替的条件正在逐步成熟。在局部演替和一般演替的情形下以及在群落演化的情形下，所发生的不但是在同一个群落范围内的变化，而且发生了一些群落为另一些群落所演替的过程。

## 第一节 季 节 性 变 化

植物群落的季节性变化是非常复杂的现象。某一种植物的各个物候期（营养的初期、盛期和末期，初花期等等）的期限，不但决定于各种气象因素的进程，而且决定于生境的一般土壤气候条件，以及决定于（而且在非常强烈程度上决定于）該植物种的历史，就是說，决定于这个种在其生存的漫長期間內获得的那些特性。最后一点，就是說，种的历史的作用，用下列的事实可以很好地說明：例如，在同一地域的各个草甸上以及甚至在同一些群落中，存在着早熟和晚熟的植物种，其中包括早熟和晚熟的禾本科植物。例如，在苏联欧洲部分的中部地带內，大看麦娘（*Alopecurus pratensis*）是最早熟的草甸禾本科植物之一，而沼泽早熟禾（*Poa palustris*）是最晚熟的草甸禾本科植物之一。固然，这两种植物的物候期的期限，可能由于生境不同和由于每年天气条件不同而稍微变动，但是，在任何情况下，草原看麦娘經歷自己的物候期，总比沼泽早熟禾早得多。

当一个群落的各个种在生态特点上以及由此而引起的在生物学特点上大大不同的时候，这些种的各个物候期的期限出现非常大的分歧。例如，在草原化草甸上，草原植物和草甸植物一起生长；在一定的条件下，这些草原植物的春季复苏，开始得早得多，这一点使得它們逐漸比草甸种占优势，就是說，一年又一年地加强草原化。可见，群落的季节性变化可能导致該群落为另一群落所演替，在这种情形下是为更加草原化的群落所演替。当任何群落的各个种具有极其不同的地理分布区的时候，这些种的各个物候期的期限出现更大的分歧。例如，在沿海边区的汉卡湖沿岸平原上，有一些特殊的草原群落，在这些群落中，羊茅的当地种（*Festuca pseudosulcata*）和野古草（*Arundinella anomala*）这样的禾本科植物可能一起生长。假沟叶羊茅較早开始春季营养，通常在4月下半月就已經开始春季营养，并在8月或甚至7月底就完成結实。然而，野古草在5月底或甚至6月初才开始营养，并在9月而有时在10月才完成結籽。此外，这两种植物也具有不同的分布区。如果所比較的不是各个个别种，而是相近种的各个組，那末，地理差异就特別显著。羊茅属（*Festuca*）中的近亲的羊茅（*F. ovina*）、沟叶羊茅（*F. sulcata*）、假沟叶羊茅（*F. pseudosulcata*）等等一类的种，适应于北半球的温带区域，而野古草属（*Arundinella*）的各个种則定居于热带和亚热带，其中仅仅少数的种还出现于温带区域內。热带起源也影响到我們这个种——*Arundinella anomala*——对热量的严格要求。它的营养較晚开始，显然是由于沿海

边区夏季炎热較晚开始(在該边区的南部,夏季炎热开始甚至不早于7月)。但是,还有一个特点:野古草的营养結束,就是說,它的地上枝的完全死亡,在我們这里发生得非常迟,即不早于11月。从这一点可以看到这个种及其在热带內的同种植株在习性上的呼应;在热带內,营养在冬季甚至可能比夏季进行得更强烈。З. И. 鲁赤尼克(Лучин, 1935)在連續3年(1931—1933年)的期間內,对沿海边区平原部分的野生的禾本科植物和莎草科植物进行了物候观察。她把各个不同种的物候資料同地理分布进行了比較,并作出結論:多年生禾本科植物中最早期的种,是欧亚大陆的整个森林帶所固有的种,而有时也是草原帶的一部分所固有的种。例如,香草(*Hierochloe odorata*)、垂臭草(*Melica nutans*)等等,就是这样的种。同时,早期的禾本科植物,还有一些与欧亚大陆种近亲的当地(远东)特有种,例如与黄看麦娘(*Alopecurus fulvus*)近亲的黑龙江看麦娘(*A. amurensis*),与茜草(*Beckmannia eruciformis*)近亲的远东茜草(*B. syzigachne*),等等。順便指出,“北方”型的季节性节律,是它們起源于欧亚大陆种的有力証据之一,而不是相反。

沿海边区的多年生禾本科植物中的最晚期的种,按照З. И. 鲁赤尼克的意见,是牛鞭草(*Rottboellia compressa*)那样的热带种,以及在起源上与它們近亲的东亚种:野古草(*Arundinella anomala*),荻(*Misanthus sacchariflorus*),疏花針茅(*Stipa effusa*),日本乱子草(*Mühlenbergia japonica*),等等。

总之,很多作者都认为不同植物种的各个物候期的期限决定于这些种的起源地理。Е. В. 吳魯夫(Вульф, 1933)在其《植物历史地理学引論》\*中,作出了一个简单但仍然非常值得注意的概述。吳魯夫提醒人們关于德国科学家狄尔斯(Diels)1918年发表的一个非常值得注意的試驗。狄尔斯把德国的很多森林植物栽培在溫室內。这样一来,这一切植物都摆脱了在森林中发生的气象因素、土壤因素和其他因素的影响。当时查明,各种不同的森林草本植物的季节性周期性是不同的。其中一些植物完全沒有进入休眠状态,另一些植物的休眠期仅仅部分地表现出来,而第三类植物的休眠期則充分表现出来。狄尔斯把第一类植物叫做 *Asperula* 型(车叶草型),第二类植物叫做 *Leucojum* 型(雪片莲型),第三类植物叫做 *Polygonatum* 型(黃精型)。曾經发现,这三型在地理分布方面彼此也有差异。*Asperula* 型显示了与茜草科(Rubiaceae)的各个热带属的亲緣性, *Leucojum* 型(不是在冬季,而是在夏季进入休眠期)显示了地中海亲緣性,而 *Polygonatum* 型显示了当地起源,即中欧起源。奥地利科学家沙爾費特(Scharfetter, 1922)提出了下面的想法:如果任何一个植物种的季节性周期性不符合于当地各种气象因素的进程,那末,由此可见,这个种是由其他地区迁移到这里的。可是,吳魯夫把这个結論作了重要的糾正。这种植物也可能不是由其他地区迁移来的。气候本身可能已經发生了变化,而植物种則部分地或全部地保存了自己在过去气候条件下造成的过去季节性周期性。由此可见,每一植物种的典型的各个物候期期限,肯定未必与现代气候条件处于協調状态,而这些现代气候条件则决定空气湿度、降水、空气温度、土壤温度等等气象因素的某种季节性动态。某—

\* Е. В. 吳魯夫著(仲崇信等譯):《历史植物地理学引論》,科学出版社,1960年。——譯者注

植物种的物候期动态，即有时所謂种的“物候生物学”特性，不但反映該种生存的现代状况，而且反映該种的遙远过去的全部历史，其中包括該种与其他种和其他属的亲緣联系。必須善于揭明这个历史！

正因为如此，所以如果在某一群落中，很多具有相似季节性周期性的建群种受到了选择，那末，我們在研究这种周期性的时候，就开始认识該群落型的历史，认识該群落型形成路线的历史，等等。恰恰由于这一点，季节性节律的特征才成为植物群落的发生学分类法的最重要特征之一。A. П. 伊里因斯基 (Ильинский) 在其上述的植被分类法中，注意到这个特征。我(第 156 页)在确定草甸植被型和草原植被型的典型特点时，也利用了这个特征。至于不是群落建群种而只在群落中占从属地位的那些种，则它们的季节性节律已经在很大程度上处于由群落造成的环境的影响下，因而与自己的地理保持較不显著的联系。例如，在温带气候的相当阴暗的落叶林和針叶落叶林中，大多数的有花植物都恰好在早春开花，这一点与其說决定于它們的地理学的特点，不如說决定于它們对最好光照条件的适应。有許許多的例子足以說明，植物种在现代环境条件影响下正在改造着自己的季节性周期性。大家知道得很清楚的柞櫟(*Quercus robur*)分化成两个类型——早期类型和晚期类型，就是这样的例子。晚期类型較为适应于现代气候，因为它的花較少蒙受霜冻的損害。显然，柞櫟的晚期类型是在现代环境条件影响下起源于早期类型的。这样看来，每一植物和每一植物群落的季节性发育，归根結底决定于两个基本原因的相互关系；这两个基本原因不是别的，而是对立面的統一性。其中一个原因是起源的影响，过去历史的影响，另一个原因是现代生存条件的影响。

## 第二节 逐年变化

虽然很多科学家都拥有关于植物群落的逐年变化的資料，但这个問題仍然远未充分研究。关于草甸草群的逐年变化究竟强烈到什么程度，人們有不同的看法。其中一种看法是 Л. Г. 拉孟斯基(Раменский, 1937)提出的，后来 Т. А. 拉波特諾夫(Работнов, 1955) 給予部分支持并加以发展；这种看法认为在草甸群落中发生极其强烈破坏的能力，是由于逐年变化造成的。例如，拉孟斯基写道，植物群落的逐年变动“有时发生得那么显著，以致应当把群落本身当作逐年受到破坏的事物来看待”(第 16 页)。拉波特諾夫认为，逐年变异的程度大大决定于生境条件和群落结构。例如，在由于溪流而經常潮湿的地点(与多雨年份或少雨年份无关)，逐年变化可能不显著。此外，由少量的种构成的草甸群落，逐年变异也比多种群落发生得少些。因此，如果說，在由少数的种构成的草甸群落中，“不同年份內所作的植被描述，可能是指同一群丛的各个不同变型，或者是指各个相近群丛”，那末，在多种群落中，我們看到，“同一些地段上所作的各个年份的描述，则彼此有显著差异，常常可能认为这些描述是指不同的群丛”(第 23 页，着重号是我加上的，——雅罗申科注)。拉波特諾夫也把少种群落和多种群落在逐年变异方面的这种差异，同草甸发育的各个阶段联系起来。根据他的观察，奥卡河河漫滩近河床部分的以无芒雀麦(*Bromus inermis*)占优势的草甸，几乎不发

生逐年变化，虽然每年的气象条件是不同的。羊茅群落，按照拉波特諾夫的意见，是草甸发育的晚期阶段<sup>1)</sup>；这些群落的逐年变化也不显著。相反地，各个居間阶段的逐年变化則非常剧烈。拉波特諾夫举出了他认为逐年变化非常剧烈的例子。例如，在莫斯科州魯霍維茨区捷吉諾夫村附近的奧卡河河漫滩上，在1948—1950年的期间內，以大看麦娘(*Alopecurus pratensis*)和蘼草(*Digraphis arundinacea*)占优势的多种群落，占据了最大的面积。然而，在1951—1953年的期间內，春季非常多雨，因此，甚至在汛期过去之后，土壤仍然长期保持过度潮湿。这一点导致了大看麦娘和蘼草的大量死亡；留下的地点很快就为营养繁殖而迅速茂盛的匍枝毛茛(*Ranunculus repens*)和匍匐剪股颖(*Agrostis stolonizans*)所占据。这样看来，草群变化非常强烈。可是，这些变化是否的确是逐年变异，或者这已經是局部演替的例子？在追溯了后来各个时期內的变化之后，就可以解决这个問題。如果这些变化在頗大程度上是可逆的，就是說，如果随着少雨春季时期的来临，大看麦娘和蘼草重新增多，那末，我們就有根据认为这是逐年变化。然而，如果变化是不可逆的，那末，这些变化应当解释为局部演替。可惜，拉波特諾夫举出的資料不但沒有說明这个問題，而且甚至使人认为这些变化与其說是逐年变化，不如說是演替。問題在于該河漫滩在1954年仅仅受到了短期的淹水，春季干燥而寒冷。可是，大看麦娘和蘼草不但沒有增多，而且更加減少，豆科植物(白三叶和山黧豆)以及团酸模(*Rumex confertus*)則增多。

A. II. 謝尼闊夫(1938)比拉波特諾夫、特別是比拉孟斯基更加慎重地估計了草甸逐年变异的幅度。按照謝尼闊夫的意见，虽然各个年份的天气条件不同，但草甸群落有很多特征能够保持得或多或少稳定。謝尼闊夫认为这样的特征是：(1)种类組成，(2)禾本科植物和杂类草之間在个体数目上和重量上的比例，(3)草群結構从春季到秋季的变化方向。相反地，各个种的初花期和其他物候期的期限，草群的总密度和数量，草群的外貌(季相)，以及种子更新和营养更新的现象，——則发生强烈的逐年变化。

在拉波特諾夫的上述論文中，我們看到，拉波特諾夫嘗試把他本人收集的逐年变化資料，以及其他科学家、其中包括 И. С. 阿美林(Амелин)在荒漠上、A. II. 彼得罗夫(Петров)在森林的草本层上等等收集的逐年变化資料，加以概括。拉波特諾夫作出結論，逐年变异的程度一般决定于下列的原因：(1)各种气象因素逐年变动的程度；(2)地境(местоположение)的特征；(3)群落的組成和結構；(4)动物群的組成(这一项的逐年变化有时較大，有时較小)；(5)人类的活动。可是，除了这一切以外，还必須考慮到另一些情形，即引起逐年变化的原因，虽然决定于天气条件，但也直接决定于植物本身的发育节律。例如，拉波特諾夫在这篇論文中指出，在奧卡河河漫滩的草甸上，曾經觀察到各种三叶草在对它們特別有利的个别年份內大量发育。可是，在每一个这样的“三叶草年”之后，三叶草在草群中的地位反而大大降低。这一点可以这样来解释：由于三叶草的蓬勃发育，它們的一切或大多数的枝都变成有性繁殖枝，这些繁殖枝在結籽后就死亡了。但是，种子逐渐发育成幼苗，經過几年后，三叶草年重新

1) 河漫滩高地(不淹水)部分的羊茅群落，不列为草甸群落，而列为草原群落，才是較正确的(雅罗申科注)。

来临。

大家知道,在很多森林乔木方面,通常观察到种子年,就是說,大量結实的年份。經過一定時間的間隔(不同乔木树种的这种間隔的长短是不同的),种子年周期性地重复出现;这种重复当然也决定于气象条件。然而,种子年的周期性还决定于树群的内部节律;这种内部节律的性质尚未充分研究,但无疑是与必要营养物质在乔木中积累的条件有关的。当然,大量結实所需要的营养物质,在对该乔木种較为有利的土壤气候条件下积累得强烈些。因此,在有利的条件下,种子年較常重复出现,而在不利的条件下則較少出现。

在 M. E. 特卡庆科 (Ткаченко, 1932)的《普通森林学》的第二版(逝世后的一版)中,曾經指出,在苏联中央黑土区域的条件下,櫟树槲果的大量生产每隔 6—7 年重复一次,而在較温暖气候下則每隔 1 年重复一次。各个不同乔木树种的种子年,平均每隔 2—3—5 年重复一次。同时,必須注意到,在間隔的各个年份內,乔木也在結实,但沒有象在种子年内那么多,而常常甚至非常少。

利用球果脫落后在枝上留下痕迹的观察方法, B. A. 罗森堡(Розенберг, 1949)研究了远东区沿海边区南部森林中的臭冷杉(*Abies nephrolepis*)的大量結实的周期性。在苔蘚冷杉云杉林中,冷杉的地位級不超过 IV 級,而在蕨类冷杉云杉林中,冷杉的地位級达 III 級;在比較这些森林中的冷杉結实周期性之后,罗森堡确定: 在第一种情形下,各个大量結实年之間的間隔是 5 年,而在第二种情形下是 2—3 年,有时甚至是 1 年。此外,曾經发现,种子年和間隔年形成的球果数量之間的差別,在条件对冷杉較为有利的地点上大些,就是說,在有蕨类层的森林中大些。可是,第三种林型,即混有闊叶树种的冷杉云杉林,表现出偏离这些规律的傾向。虽然其中的冷杉达到 II 級的地位級,并結实得最多,但这种林型的各个种子年之間的間隔达 3 年,較少是 2 年,就是說,这里的間隔比在蕨类冷杉云杉林中长些。該作者用下面的話来解释这一点:在闊叶云杉混交林中,冷杉“由于闊叶树种方面的强烈競爭而处于稍微‘不稳定的地位’”(第 28 页)。这样看来,不但土壤气候条件本身,而且森林乔木之間的相互关系,也影响到結实的周期性。

对于研究森林群落的逐年变化來說,重要的主要是下面一点:种子年在多大程度上影响到整个群落,或者那怕是影响到群落的某些特点。关于这个問題,几乎還沒有任何专门的研究,因此,只能提到最一般的看法。在占优势的乔木树种的每一种子年之后,通常出现該乔木树种的大量幼苗。这一点当然不能不影響到森林草本植物,特別是影响到草本幼苗,因为这些幼苗开始同它們附近出现的乔木幼苗处于一定的相互关系中。另一方面,某一乔木树种的大量結实年,常常把大量的某些动物(啮齿类、鸟类等等)吸引到該森林中;这一点对于整个生物群落的逐年变化也不能沒有影响。

### 第三节 局部演替

“局部演替”(частная смена)这一术语比“сукцессия”这一术语更好地反映問題

的本质,因为局部演替这一术语强调指出,这里所指的恰恰是局部的演替,而不是一般的演替。“Сукцессия”这一术语的含义较不确定;某些科学家使用它来代表局部演替,也代表一般演替。

在《植物群落学中的发展观念》(Сукачев, 1942) 和《论植物群落学的几个基本問題》(Сукачев, 1950a) 这些論文中, B. H. 苏卡乔夫在谈到我們这里列入“局部演替”的那些植物群落演替时,指出,在植被的动态中可以发现三种过程的表现:

1. **群落发生演替**(снитогенетическая смена),就是說,植物在幼年生境(例如砂地、陡坡石质麓积物、新的河成冲积物等等)定居的过程。在这种过程中,起着基本作用的,暂时只是各种植物彼此間的选择以及植物对土壤气候环境的选择;至于整个群落同环境的相互作用则刚刚开始发生。这一点是因为群落本身所造成的环境成分(土壤和植物气候),仍然处于形成的萌芽阶段。

2. **内因生态演替**(эндоэкогенетическая смена),是在群落造成自己一定环境之后紧接着群落发生演替的演替;这类演替后来由于群落生活活动本身而連同环境的进一步变化一起发生着变化。

3. **外因演替**(экзогенная смена),是由于某些原因引起的,这些原因不是在群落本身的内部,也不是在同群落保持密切而經常联系的那部分环境的内部,而是在这部分环境之外;因此,这些原因就它們对群落的关系來說是純粹外部的和偶然的。例如,河流可能改变自己的流域,淹没附近的草甸地段;結果,草甸群聚开始为沼泽群聚和水生群聚所演替。按照苏卡乔夫的意见,人类活动(火烧、采伐、放牧)以及某些动物(例如昆虫或啮齿类)的大量分布所引起的各种演替,也属于外因演替。

后来,苏卡乔夫(1954)还划出一类演替:

**整体发生演替**(гологенетическая смена)。这是植物群落由于一个較一般的大統一体(其組成中含有該群落)发生变化的結果而改变的过程,就是說,由于整个地理环境或其个别部分(大气圈、岩石圈等等)发生变化的結果而改变的过程。每一植物群落也可能在某种程度上以某种方式对地理环境发生影响。正象苏卡乔夫所說的,他从前沒有把这些演替同内因生态演替区别开来。群落在整个地域气候变化影响下的演替,河谷发展(河床逐漸加深以及河床在近河床阶地相应加宽时逐漸移开)所引起的演替等等,显然可以作为这类演替的例子。

可以說,整体发生演替是整片或整个区域的植被一般演替所引起的群落局部演替。

B. H. 苏卡乔夫建議的演替分类法,非常值得注意。可是,它也有一些缺点。例如,把群落发生演替同内因生态演替划分开来,是未必合适的,因为整个群落同环境的相互作用从群落发生的最初几个步骤起就已经开始了。因此,我在1949年首次发表的分类法中,把群落发生演替和内因生态演替合并为一类演替,把它們叫做**顺序演替**(последовательная смена),因为这些演替是在群落同环境相互作用过程中顺序实现的。其次,考虑到外界因素的影响和群落本身的活动不可能截然划清界綫,所以我把 B. H. 苏卡乔夫的外因演替叫做**自发演替**(стихийная смена),因为引起这些演替

的各种因素就它們对群落的关系來說，在頗大程度上是自发的。例如，由于河床地位环境破坏以及由于山区內的摊方或山崩的結果而发生的基质变化，动物大量迁移的影响等等，都是这样的因素。不是由于植物群落生活活动，而在頗大程度上是由于純粹大气现象所引起的那些气候变化，也属于这一类。总而言之，可以把自发演替再分为气候性演替 (климатогенная смена)、土壤性演替 (эдафогенная смена) 和生物性演替 (биогенная смена)。自发演替从来不是仅仅由于外部原因而引起的，而总是具有从外部过渡到内部的特征，或相反，具有从内部过渡到外部的特征。例如，B. P. 威廉斯表明，甚至象春季河流急剧泛滥那样的自发现象，也可能是由于植物群落生活活动决定的原因所引起的，就是說，这样的自发现象不但可能在森林为人类所消灭之后发生，而且可能在森林群落为某些其他群落所演替之后发生，而这一点本身直接决定于土壤形成过程。

至于人类活动所引起的那些演替，则这些人为演替 (антропогенная смена) 是特殊的一类。人类活动不可同动物影响合并为一类生物因素，因为人类活动的基础是另一种性质的因素：不是生物学因素，而是社会因素。

总之，我在 1949 年建議的植物群落演替分类法如下：

(甲) 自然演替 (природная смена): (1)順序演替，(2)自发演替 (气候性演替、土壤性演替、生物性演替)。

(乙) 人为演替。

可是，B. H. 苏卡乔夫在 1954 年划出整体发生演替这一特殊类别，使得现在有可能以另一种方式来处理整个演替分类。整体发生演替就它們对每一个別群落的关系來說，在頗大程度上是自发的和外因的，但同时，它們是順序实现的。因此，把这些演替单独划出并把它們列入順序演替一类，使得順序演替同自发演替或外因演替的对比成为完全无根据的。由于这个原故，提出一个新概念——突然演替 (внезапная смена)，使这些演替同順序演替相对比，是合适的。例如，如果說，由于群落生活活动的結果而进行的土壤形成过程，引起了群落的順序的內因生态演替，而河流的逐渐的逐年加剧的淤浅，引起了順序的整体发生演替，那末，河流的急剧淤浅，或者摊方或山崩，以及类似的原因，則引起了植物群落的突然演替。

气候变化的影响在一些情形下可能导致群落的順序演替，在另一些情形下导致突然演替。例如，北极冷气团的迅速侵入可能引起植被季节性发育的大大推迟，而这一点本身也可能导致一个植物为另一个植物所演替。这种演替已經是突然演替，而不是順序演替。然而，气候的緩慢长期变化，逐渐地实现，则可能引起植被的順序的整体发生演替，而且，植被演替可能比气候长期变化具有較剧烈的性质。

整体发生演替的划出，使得我們可以把 B. H. 苏卡乔夫建議和我建議的这两种分类法合并为一个；这个分类法大概可以认为最符合于事物的真实情况。这个分类法如下：

甲. 自然演替：

1. 順序演替：

(甲) 内因生态演替<sup>1)</sup>,

(乙) 整体发生演替。

2. 突然演替:

(甲) 气候性演替,

(乙) 土壤性演替,

(丙) 生物性演替。

乙. 人为演替:

1. 顺序演替,

2. 突然演替。

在这个分类法中,不但自然演替,而且人为演替,都再分为顺序演替和突然演替。实际上,人类影响下的演替,可能是顺序的(例如在放牧时),也可能是突然的(例如在开垦时)。

每一种演替都是由很多顺序时期或阶段构成的。例如,在上面讨论过的柳丛在河旁砂地上形成的演替中,可以区分出:(1)一个或几个种的稀疏植丛阶段;(2)木贼柳叶菜、拂子茅和其他草本多年生植物的较稠密混交植丛阶段;(3)含幼龄柳树的多年生草本混交植丛阶段;(4)柳丛阶段(图19)。观察表明,如果柳丛没有砍伐和没有在其中放牧,那末,在南高加索的荒漠带和半荒漠带的河旁树林(河漫滩树林)的条件下,杨树(*Populus nigra* 或 *P. nivea*)开始逐渐侵入柳丛中,随着时间的演进,柳丛就为杨树林所演替;在这样的杨树林中,喜光的柳树仅仅在林隙地和林缘保存下来。在没有人类强烈干涉的情形下,杨树林可能在这样的地点上生存得非常长久,而没有发生重大的变化。群落生活中的这个改变得极其缓慢而外表不充分显著的阶段,应当叫做长期阶段(длительная стадия)或成型阶段(узловая стадия)。群落的成熟程度逐渐朝着成型阶段的方向增长;这就是为什么成型阶段能够存在得非常长久,而没有发生重大变化。成型阶段之所以较为稳定,是因为在这个阶段中,各个植物种选择得

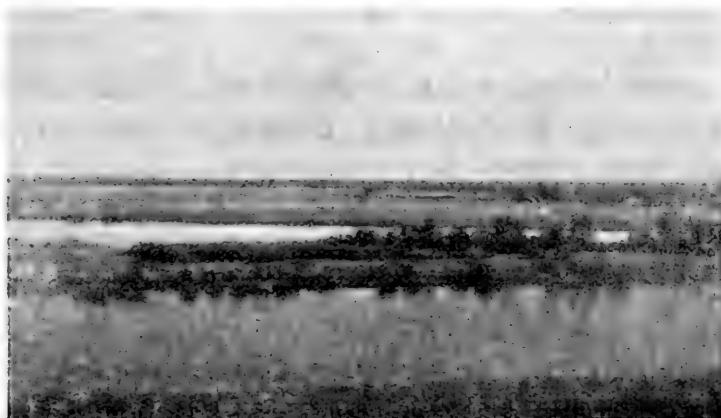


图19 额尔齐斯河的河旁树林

1) 也包括 B. H. 苏卡乔夫的群落发生演替。

比較良好，而整个群落也很好地适应于土壤气候条件；它較緩慢地改变土壤气候条件，并且自己也暂时在稍微局限的范围内发生变化。成型阶段以外表上不大改变的状态而这样长期存在，使得美国学派的某些植物学家有了理由，把这个阶段看作演替頂极 (climax) 或演替过程頂点 (culmination)，认为演替頂极只有在强烈气候变动、新优势种迁移等等的影响下才能发生变化。因此，人們开始把演替頂极的概念同停滞不变的群落的观念联系起来。

按照 B. H. 苏卡乔夫 (1942) 的意见，“演替頂极”这一术语的使用是不必要的，而且可能是有害的，因为即使承认演替頂极是在改变着的，但从前那种把演替頂极看作某种不变事物的观念，仍然将引起混淆，并将导致不正确的解释。应当同意这种看法。实际上，可以在克列门茨 (Clements, 1928) 的著作中看到这样的說法，例如，演替頂极意味着一般发育的終了；即使仅仅由于这一点，就已经有必要取消“演替頂极”这一术语了。因此，为了强调指出我們的解释与对这样的群落的不动性的看法毫无共同之点，的确应当抛弃“演替頂极”这一术语。我在 1949 年建議的“成型阶段”或“成型群落”这些术语，含有完全不同的解释，因为成型 (узел) 这一概念預先规定的，不是群落发育的終了，而是群落发育的不可避免的继续；发育的继续不但在特殊外部原因的影响下是可能的，而且在群落同周围环境的密切相互作用时由于自身发育的結果而成为可能的。

应当把成型阶段同阶段或短期阶段 (кратковременная стадия) 区別开来。成型阶段是植被的一般連續发育中在时间上的間断性成分。此外，它們也是在空間上的間断性成分。

成型阶段同短期阶段的区别，在于成型阶段具有相对成熟性，以及能够长期存在而不发生重大的外部变化。可是，成型阶段虽然在外表上使人产生一种印象，认为它是某种不变的事物，但这个阶段仍然不断在改变着，并改变自己的环境。成型阶段的緩慢变化是由很多基本过程构成的。其中最主要的过程如下：

(甲) 成型阶段緩慢地、但不断地改变着环境成分，而这些环境成分本身在改变时，也引起群落的变化；

(乙) 构成群落的各个植物种本身，也在发生变化，这一点反映在群落内部的各个种的相互关系，它降低一些种的生活强度，而增加另一些种的生活强度。結果，种間的数量关系也可能发生变化；

(丙) 无论个体排列得多么稠密，每年都有一定数目的植物传播体 (种子、孢子等) 从其他群落中进入任何这样的植丛中。如果这些传播体长成的植株在該群落中固定下来，那怕这样的植株不多，那末，甚至它們的暂时生长也将以某种方式反映在群落的整个结构上，并导致某些变化。

这一切过程中的无论哪一过程，导致下面的結果：成型群落中存在的那种相对平衡，逐渐受到破坏。这些矛盾越来越增长，最后成为非常显著，以致成型群落的成熟性或协调性完全发生动摇。群落内部的种間相互关系发生强烈破坏；很多种开始蒙受显著的抑制，并且为从其他群落中侵入的种所排挤。由于上述各种矛盾积累的結果

果,不可避免地发生成型群落的演替。通常,成型群落先为某- -短期阶段所演替;在这个短期阶段之后,就或多或少直接地、但較常經過一些其他短期阶段之后,出现新的成型阶段。

演替頂极作为群落最后阶段的概念,意味着群落自身发育的終了,意味着群落未来命运仅仅决定于純粹外部的力量;这一概念完全是由于把植物群落同环境人为地割裂开来,以及对整体及其部分之間的相互关系缺乏正确辯証理解,而推导出来的。

必須提醒一下,植物群落不是同周围植被隔絕的,不是同整个周围环境隔絕的。任何植物群落从其发生的时候起,就既同非生物界、也同其他的(甚至不是仅仅同与其接壤的)植物群落,处于經常的相互作用中。然而,既然植物群落在隔絕的状态下不进行也不可能进行自身发育,所以关于这样的自身发育的終了的說法,也就失去意义了。只可以提到群落和环境这一統一体的較迅速和較緩慢的发育。当成型群落尚未形成的时候,这样的統一体的发育进行得迅速些;然而,在成型群落形成之后,群落和环境这一統一体的发育,虽然繼續进行着,但在該群落为其他群落所演替以前,可能暂时进行得緩慢得多,以致造成不变性的錯觉。如果突然因素不牽連在內,那末,任何植物群落的发育,其中包括成型群落的发育,都不可避免地同时以內因生态演替的方式和整体发生演替的方式进行着;在一些情形下,主导的演替可能是內因生态演替,而在另一些情形下可能是整体发生演替。然而,甚至在后一些情形下,也絲毫談不到群落和环境这一統一体的发育的任何終了。此外,甚至在主导的演替是整体发生演替的情形下(例如在不是突然性而是順序性的河流后退的情形下),每一群落,其中包括成型群落,都不可避免地也以內因生态演替的方式繼續进行发育。甚至如果內因生态演替暫时在外表上不显著或不大显著,那末,正象上面已經指出的,內因生态演替仍然影响到某些过程,那怕是影响到腐殖质继续更新过程、微生物学过程、土壤形成过程;而这一切成分絲毫不应当同群落的由高等植物构成的那一部分割裂开来。此外,內因生态演替永远不但决定于整体发生演替,而且本身也对整体发生演替起着一定的影响。

正象 B. H. 瓦西里耶夫(Васильев, 1946)指出的,某些科学家过高估計內部因素在植物群落发育中的意义。他所指的是 B. P. 威廉斯 (Вильямс)、B. H. 苏卡乔夫<sup>1)</sup> (Сукачев)、H. Ф. 閻马罗夫(Комаров)。瓦西里耶夫写道:“广义的活质的迁移、运动、‘扩散’(B. И. 維爾納茨基原理),是整个活体的一个不可分割的特性,这种特性是我们到处都可以观察到的;用神秘的、不决定于周围环境的‘自身发育’、‘自身运动’来替换这种特性,——这意味着用未知数来代替已知数”(第 370 页)。但是,瓦西里耶夫在作出这个正确論断的同时,毫无保留地采納克列门茨的演替頂极观念,而沒有考慮到克列门茨陷入另一极端,即忽略了頂极群落中的內部过程。

B. P. 威廉斯的“統一土壤形成过程”理論,完全是以成型群落的順序演替(內因生态演替和整体发生演替)为基础的。威廉斯詳細研究了土壤中在土壤微生物經常參

1) 在单独划出整体发生演替之后,苏卡乔夫因而不再有这样的过高估計。

加下发生的各种复杂过程；这些过程导致一些植物群落不可避免地为另一些植物群落所演替。按照威廉斯理論，在苏联欧洲部分中部緯度地带的条件下，土壤形成过程具有4个基本时期：灰化时期，生草时期，沼泽时期，草原时期。

长期在某一地段上生存的森林本身，为自己的死亡和为自己被草甸群落所演替准备条件；而草甸群落在生活活动过程中也为自己的死亡和为自己被沼泽植被所演替准备条件。于是产生了草本沼泽；后来，随着有机残体的聚积，草本沼泽变成高位苔蘚沼泽；而高位苔蘚沼泽由于长期过程的結果，又自然地为草原所演替。按照威廉斯的意见，这样的順序性在俄罗斯平原中部是在位于土壤下面的鋁硅酸冰磧物的条件下发生的。草原帶界綫逐漸向北推移，就是这种過程的結果。

可是，森林→草甸→沼泽→草原这一演替并不是普遍的，它仅仅在森林草原帶西北部以及在相邻的森林帶南部发生。至于二疊紀冰磧物（在頗大程度上是泥灰質冰磧物、石灰質冰磧物）的分布区域，則按照威廉斯的意见，沼泽阶段在那里不存在，演替是朝着森林→草甸→草甸草原→草原这一方向进行的。在占据森林草原帶南部的碳酸盐冰磧物上，也发生这样的演替。

E. M. 拉甫連科（Лавренко, 1940）在其專題著作《苏联的草原》中提出了草本植被演替的分类法。这个分类法是 B. H. 苏卡乔夫最初几个分类法之一的发展；在这一分类法中，苏卡乔夫仍然把群落发生演替和內因生态演替合并成一类，叫做內因动态演替（эндоинамическая смена）。拉甫連科的分类法如下：

甲. 長期演替。

- I. 外因动态演替：
  - 1. 气候性演替，
  - 2. 土壤性演替。
- II. 內因动态演替。

乙. 短期演替。

- I. 外因动态演替：
  - 1. 火成演替，
  - 2. 气候性演替，
  - 3. 土壤性演替，
  - 4. 动物性演替，
  - 5. 人为演替。
- II. 內因动态演替。

拉甫連科的长期演替相当于我的一般演替，而短期演替相当于我的局部演替。可是，“长期演替”和“短期演替”这些术语本身，并不反映这些过程的下列基本特点：在第一种情形下，包括大片地面的演替（一般演替），相反地，在第二种情形下，演替发生于个别的較小的地段（局部演替）。此外，不可以說，局部演替的系列是短期的。固然，它們通常在比一般演替較短的期間內实现，但它们仍然需要頗长的时间，特别是考虑到下列的情形，就更不能把局部演替叫做短期演替：在局部演替的进程中，一般說来，不但出现短期阶段，而且也出现通常持續得相当久的成型阶段。把演替仅仅限于指两个彼此順序发生的成型阶段之間的那一段，完全是人为的。这样看来，一般演替和局部演替的典型特征，与其說是前者的时间較长，后者的时间較短（虽然有时也可能这样），不如說是前者包括較大片的地面，而后者发生于个别的較小的地段。可是，既然量会变成质，而质会变成量，所以一般演替和局部演替之間的区别，并不仅仅限于

地面的大小,而且例如,也以下面一点为特征:一般演替决定于巨大的、方向相同的环境变化,这些变化或多或少同时地发生于大片地面上,例如在整个地带或其一部分的范围内;而局部演替,甚至整体发生演替,则可能决定于在有限地段的范围内发生的任何环境变化,而且甚至在极其接近的相邻地段上,环境变化也可能具有完全不同的特征。例如,在河漫滩上,一个地段的隆起(由于新冲积物沉积的结果)可能导致土壤湿度的降低,而在相邻地段上,土壤湿度可能由于水分从第一地段上较强烈流失的结果而增加。这一点也不可避免地影响到植被的特征;第一地段上的植被将朝着稍微旱生化的方向发育,而第二地段上的植被将朝着相反的方向发育。这将是局部演替的两个方向相反的系列。

### 一、成型群落局部演替的各个不同类型

我們已經指出,植被的发育在自然界中永远继续进行着,絲毫談不到这个发育的任何頂极和任何最后阶段。既然成型群落不是最后阶段,所以在繪制演替的模式图解时,完全不必要把成型群落繪在图解的最上部或图解的中央部分,就象很多外国著作中为頂极群落繪制图解时所采用的那样。在中欧的喀尔巴阡山、苏台德山等等的山区内,可以观察到山毛櫟林在其上界处为云杉林所演替的现象,云杉林的下界这时逐渐降低;这种演替是一个成型群落变成另一成型群落的內因生态演替的良好例子。在那里,山毛櫟林本身的残落物和倒木的分解特点所决定的土壤变化,是这种演替的直接原因。例如,石芥花腺体山毛櫟林(*Fagetum glandulosae dentariosum*)是喀尔巴阡山山毛櫟林的各个群丛之一。在土壤灰化作用发展的情形下,这个群丛可能为山靛山毛櫟林(*F. mercurialosum*)这一短期群丛所演替;随着灰化作用的进一步加强和粗腐殖质的积累,山靛山毛櫟林通常就为酢浆草山毛櫟林(*F. oxalidosum*)所演替;后一群丛也不是具有成型特征,而是具有相对短期的特征。在这一阶段中,山毛櫟的更新立刻停止,云杉的强烈更新开始进行(飞跃);云杉后来就完全演替了山毛櫟树群。于是产生了酢浆草云杉林;与酢浆草山毛櫟林和蕨类山毛櫟林不同,酢浆草云杉林已經是一个稳定的成型群丛了。在另一些情形下,成型的群落型不是进行內因生态演替,而是进行整体发生演替。例如,在南高加索的荒漠带内,可以观察到猪毛菜荒漠的一个成型群落为蒿类荒漠的另一个成型群落所演替;这就是成型群落进行整体发生演替的例子。正象 И. Н. 贝德曼(Бейдман, 1953, 1954a)所表明的,这种演替是由于盐地下水一般加深的结果以及由于土壤盐渍度一般减弱的结果而发生的。当地下水由于加深而停止对土壤形成过程发生影响的时候,当土壤上层由于盐类为大气水所淋溶而大大减少盐分的时候,猪毛菜群聚就为蒿类群聚所演替。可是,贝德曼在为我的关于南高加索植被演替的书(Ярошенко, 1956)所作的編者序言中,认为不可把猪毛菜群聚列为成型群落型;在这一点上,贝德曼是錯誤的。猪毛菜群聚是那么成熟,它在结构上和种类組成上是那么特殊,它在其占据的每一地段上生存得那么长久,以致完全有根据认为它是一个成型群聚。

我們將再討論一个成型群落的突然演替的例子。这个例子之所以值得注意,是

因为这种演替虽然是突然的,但后来可能导致另一种演替,即导致整体发生演替。我所指的是远东区汉卡湖沿岸平原地区河谷的拂子茅草甸为杂类草野古草草原所演替的情形(图 20)。这种演替是由于河流淤浅(这一点在这些地区内通常具有毁灭性的突然的性质)的结果而发生的。例如,1946 年那里发生过相当强大的洪水;此后,連續很多年都很干旱,象大乌薩奇河、图尔盖河、莫河等等那样的河流,都大大淤浅。这一点导致下面的情况:在最近 10 年来,在比較不低的地段上含有狭叶拂子茅(*Calamagrostis angustifolia*) 和大叶章(*C. langsdorffii*) 的拂子茅草甸,为杂类草野古草草原所演替。同时,拂子茅草甸的泥炭化潜育土或生草腐殖质潜育土变成潜育暗色草甸土;这种草甸土常常具有淡白的类似于灰化层的 A<sub>2</sub> 层。

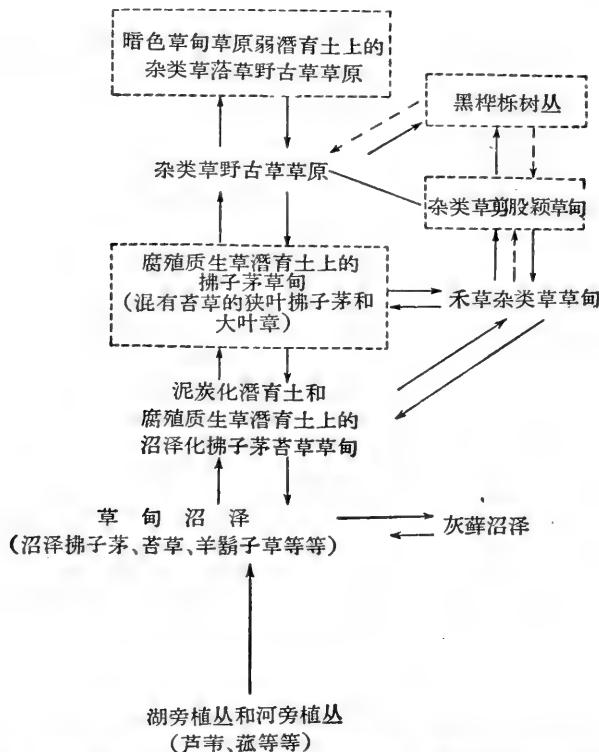


图 20 汉卡湖沿岸平原(远东区)上的植被演替。虚綫箭号表示人为演替

拂子茅草甸是成型群落,而杂类草野古草草原也是成型群落;后者在一定湿度状况的条件下能够生存很多年。然而,如果土壤湿度沒有重复的长期的增高,那末,杂类草野古草草原随着时间的演进,仍然逐渐变成杂类草落草野古草草原。在草群中出现很多秀落草(*Koeleria gracilis*);喜湿种的参加度减少;而旱生植物和中旱生植物,例如野鴉葱叶柴胡(*Bupleurum scorzonerifolium*)、白綠苔草(*Carex leucochloa*)、蓬子菜(*Galium verum*)、地榆(*Sanguisorba officinalis*)等等,则增多。同时,在土壤中,上面的腐殖质层的厚度增加(达 40—45 厘米),结构改良,潜育性更加微弱或几乎完全消失,仅仅在土壤剖面的很深处留下痕迹。土壤成为在外表上与黑土稍微类

似的暗色草甸草原土。

杂类草落草野古草群落应当列为成型群落。由此可见，拂子茅草甸的成型群落首先为一个成型群落——杂类草野古草草原——所演替；后来，后一群落也逐渐变成一个新的成型群落——杂类草落草野古草草原。这个系列的第一阶段（拂子茅群聚的演替）具有突然的性质；而第二阶段，即杂类草野古草群聚的演替，已经是整体发生演替类型的顺序演替，或者有时是内因生态演替类型的顺序演替。

所謂年齡演替(возрастная смена)是演替的一个特殊类别。这是因为群落内部情况由于优势植物年齡变化而发生变化所引起的演替。这些演替在森林群落中表现得特別显著；然而，它們在草本多年生植物群落中当然也应当表现出来(虽然表现程度較不显著)，何况某些草本多年生植物生活得非常长久。

1915年，B. A. 伊瓦什介維奇(Ивашкевич, 1933)首次注意到远东区森林群落的年齡演替；后来，B. II. 柯列斯尼科夫(Колесников)也在远东区的森林方面詳細研究了这个問題。在含有紅松(*Pinus koraiensis*)的沿海边区針叶闊叶混交林方面，这些演替研究得最为詳細。紅松的树木能生活200年以上；在它的一个世代的生活期間內，经历着一系列的彼此演替的群落。

B. II. 柯列斯尼科夫(Колесников, 1956)为紅松的优势世代的各个不同年齡区分出下列的彼此演替的阶段(他叫做发育阶段)<sup>1)</sup>。

1. 40年以下：紅松的新世代在母树林冠下出现和发育的阶段。
2. 40—80年：紅松幼树在从属层的組成中的发育。
3. 80—120年：紅松幼树增高量最大，长入上层，落叶树种在上层中的作用仍然很大。
4. 120—160年：紅松在上层中的优势已經固定；落叶树种大量死亡。
5. 160—200年：紅松的成熟及其在树群中最大量参加的阶段；同时，出现的紅松野生苗由于紅松林冠强烈遮阴而迅速死亡。
6. 200—240年：紅松过熟的阶段；紅松大量死亡，紅松林冠郁闭度大大减小；落叶树种、下木和草本植物的作用增加；紅松的新世代出现。
7. 240—280年：树群破坏的阶段；紅松老树繼續大量死亡；紅松的新世代进入从属层的組成中；下层、藤本植物和落叶树种幼树的最大量发育；几乎沒有紅松野生苗。
8. 280年以上：紅松的老世代完全死亡；它的地位为下一代和落叶树种所占据；紅松在树群中的参加度緩慢增长；各个下层（其中包括喜光灌木和草本植物）的作用減小。

虽然上述各个阶段符合于紅松同一世代的各个不同年齡期，但是，由于这些阶段在紅松本身的密度上、在紅松的种子更新上、在落叶树种、下木和草本层的作用和組成上都彼此不同，它們同时也是各个不同群丛。由此可见，在我們面前的是各个紅松闊叶混交林群丛的演替系列。

B. II. 柯列斯尼科夫指出，紅松成熟齡期后的演替，特別强烈。这种演替是由于紅松的优势世代在树群中的死亡而引起的；正象柯列斯尼科夫指出的，这种演替“伴随着林分外貌的特別强烈变化，这些变化是在較短的期間內以显著‘飞跃’方式实现

1) 我們这里引述的柯列斯尼科夫方案經過稍微簡化。

的”(第 135 页)。

年龄演替应当列入順序的內因生态演替一类。在这些演替中，优势植物发育的齡期是主导的内部因素(“內因”)。此外，这些演替当然不是純粹年龄演替，因为在这些演替的实现中，土壤形成过程的进程，草本植物、灌木和乔木幼树之間的相互关系，以及很多其他因素，都起着不小的作用。虽然如此，但正象上面指出的，年龄因素在这样的演替中起着主导的作用。

虽然年龄演替在森林群落的生活中大概起着极其显著的作用，但这些演替的存在大多受到忽視。

## 二、小群落的演替

小群聚(小群落)的演替决定于群落的演替，并且对群落演替发生很大影响；因此，群落和构成群落的各个小群聚的演替是相互制约的。此外，群落和含于該群落中的各个小群聚的演替之間，可能有很多不同的相互关系。必須再一次考慮到，群落不是各个小群聚的简单总和，而是它們的非常复杂的組合，这个組合具有新质；因此，群落演替也不是各个小群聚演替的简单总和。小群聚的演替虽然是在群落演替的背景上进行的，并且决定于群落演替，但它們也有自己的特点。例如，在南高加索东部高位山地区域內的植物正在丛生的陡坡麓积物上，可以观察到各种不同植物的星散分布的个体和植物群；在这些个体和植物群中間，到处都星散分布着与草丘类似的斑叶羊茅(*Festuca varia*)大株丛或大植物群。在斑叶羊茅植物群的内部，通常也有其他植物定居着，其中最常见的是沟叶羊茅(*Festuca sulcata*)、草原雀麦(*Bromus riparius*)、草原苔(*Carex buschiorum*)、百里香属(*Thymus*)的各个种、山地毛茛(*Ranunculus oreophilus*)。斑叶羊茅株丛对这些种的个体具有一定的吸引力。由此可见，在这种情形下，我們所处理的是已經达到一定成熟度、一定稳定性的小群聚；而在其背景上产生这些小群聚的那一整个群落，则仍然是极其不稳定的、不郁閉的麓积物植被，这种植被远未达到成型群丛的阶段。含于群落組成中的那些小群聚比整个群落更早达到相对稳定性的情形，在自然界中显然不是常见的。相对稳定的群丛由一些未稳定的、或多或少“杂乱的”小群聚构成(这些小群聚仅仅随着整个群丛稳定性的增加而具有稳定性)的情形，则常见得多。最后，小群聚的形成和成熟与較稳定群丛的成熟或多或少平行发生的情形，也是可能的。同时，在时间上彼此演替的各个群落的系列中，一些小群聚可能保存着彼此的继承性，同較稳定群落的成熟一起逐渐继续自己的成熟，而另一些小群聚则可能作为新生体而产生，因为它們在从前的群落中完全不存在。

我曾經在庫马尔村附近的阿穆尔河上游河谷中的一片草甸地段上，认真观察了群落和含于其中的各个小群丛(小群聚型)的形成之間的值得注意的相互关系。在这里，1956 年 6 月 30 日描述的潮湿杂类草豆草拂子茅草甸上，占优势的种如下：*Calamagrostis langsdorffii* (cop. 2)，*Lathyrus pilosus* (sp.-cop. 1)，*Trifolium lupinaster* (sp.-cop. 1)，*Carex appendiculata* (sp.-cop. 1)，*Equisetum arvense*

(sp.-cop. 1)。在草甸上,发现一些小群丛,根据其中的优势植物命名如下:

- (甲) *Calamagrostis langsdorffii* + *Artemisia stolonifera* + *Trifolium lupinaster*;
- (乙) *Calamagrostis langsdorffii* + *Angelica dahurica* + *Equisetum arvense*;
- (丙) *Carex appendiculata* + *Mentha dahurica* + *Saussurea amurensis*;
- (丁) *Sanguisorba parviflora* + *Calamagrostis langsdorffii*;
- (戊) *Trifolium lupinaster* + *Carex appendiculata*。

上述各个小群丛的各个小班点在該草甸上形成相当清楚的、几乎是輪廓性的鑲嵌性;这些小班点的配置有什么规律呢?虽然这些小群丛在种类組成上彼此有很大的区别,但它们在生态上的区别很小。只有认真的研究,才使我們能够觉察(即使认真研究,也很难觉察)下面的情况:小群丛“甲”和“乙”占据着小地形(更准确地说是微地形)的最高部位;相反地,小群丛“丙”占据着最低的地点;而小群丛“丁”和“戊”占据着中間的地点,其中小群丛“戊”通常比小群丛“丁”分布得稍微低些。可是,我重复地提一下,这些高度差异非常小,以致在草甸的一般相当强烈浸湿的情形下,高度差异只可能引起平稳性的、不大显著的鑲嵌性。然而,为什么这里却有显著的、几乎輪廓性的鑲嵌性呢?在阿穆尔河的相邻較低阶地上的沼泽化苔草拂子茅草甸的各个小群聚的研究,对上述問題作出了答复。在这个草甸上,占优势的植物如下: *Calamagrostis langsdorffii* (cop. 3), *Carex appendiculata* (cop. 1) 和 *Sanguisorba parviflora* (sp.-cop. 1)。在这里,发现3个小群丛,形成不显著的平稳性鑲嵌性:

- (1) *Calamagrostis langsdorffii* + *Caltha palustris*;
- (2) *Carex appendiculata* + *Caltha palustris*;
- (3) *Calamagrostis langsdorffii* + *Sanguisorba parviflora* + *Caltha palustris*。

虽然鑲嵌性是平稳性的,而不是輪廓性的,但这3个小群丛在浸湿条件方面的差异非常强烈。小群丛“1”占据着最高的地点。在我們观察的时刻(6月30日),即在干燥天气的几天后,这个小群丛的土壤虽然是溼的,但用脚踩踏时并不形成泥濘。然而,占据着最低地点的小群丛“2”的土壤,是多么过度潮湿,以致在踩踏时形成粥状泥濘。小群丛“3”占据着居間的地点。

此外,沼泽化苔草拂子茅草甸和潮湿杂类草豆草拂子茅草甸的各个小群聚型的比較,表明这些小群聚型之間具有一定的继承性。例如,潮湿草甸的小群丛“甲”和“乙”,无论在种类組成上以及在所处的微地形部位上,都与沼泽化草甸的小群丛“1”具有相似之处;潮湿草甸的小群丛“丙”稍微类似于沼泽化草甸的小群丛“2”;最后,潮湿草甸的小群丛“丁”非常类似于沼泽化草甸的小群丛“3”。至于潮湿草甸的小群丛“戊”,则在沼泽化草甸上沒有与它类似的小群丛。这里造成一定的印象:潮湿草甸的小群丛“甲”、“乙”、“丙”、“丁”,是在沼泽化草甸为潮湿草甸所演替的过程中(这种演替显然是由于河谷一般发展的結果而发生的),由沼泽化草甸的小群丛“1”、“2”、“3”形成的。至于潮湿草甸的小群丛“戊”,则它在这种演替的过程中是潮湿草甸本身所特有的新生体。在这个小群丛中,占优势的是 *Trifolium lupinaster*,这个种是沼泽化草甸根本沒有的。

沼泽化草甸的各个小群聚的形成，显然是与微地形的形成一起发生的，以致正象我們看到的，沼泽化草甸的全部3个小群丛在浸湿条件方面彼此大大不同。后来，随着沼泽化草甸为潮湿草甸所演替，一般浸湿减少，而各个小群聚在浸湿方面的差异大大减弱；同样，微地形也稍微平坦化。因此，这里的不均匀浸湿情况的影响在頗大程度上具有历史的残留的性质。可是，由于各个小群聚中占优势的植物茂盛生长的特点，整个群落的镶嵌性不但沒有衰减，反而成为較显著的，即从沼泽化草甸的平稳性镶嵌性变成潮湿草甸的几乎輪廓性的镶嵌性。因此，上述潮湿草甸的镶嵌性，部分是植物性起源的，而部分是土壤性起源的（并在某种程度上是残留性质的）。

英国科学家瓦特（Watt, 1947）的一部值得注意的著作，专门討論小群聚的动态；他在这一方面研究了7个不同的群落。例如，在他描述的沼泽群落中，一个小群聚，即瓦特的所謂小斑点（patch），有一些草丘，其上覆盖着疣泥炭藓（*Sphagnum papilosum*）。如果后来这个草丘遭受干燥，那末，泥炭藓就让位于帝石南（*Calluna vulgaris*）、欧石南（*Erica tetralix*）、羊胡子草（*Eriophorum vaginatum*）和丛藨草（*Scirpus caespitosus*）。这些植物在草丘上形成另一个小群聚，它演替了上一个泥炭 藓小群聚。如果干燥加强，则第二个小群聚也为第三个小群聚所演替；这已經是帝石南石蕊（*Calluna vulgaris* 和 *Cladonia silvatica*）小群聚了。在构成草丘的泥炭中逐层测定植物残体，可以証明上述的順序性。可是，在同一个沼泽群落中，还观察到相反的过程，这些过程已經不是决定于草丘的干燥，而是决定于草丘湿度的增高以及草丘高度同时由于部分破坏的結果而降低。在这样的情形下，演替以相反的次序进行：从帝石南石蕊草丘到泥炭藓草丘。按照瓦特的意见，这些过程具有循环的性质，就是說，每一小斑点都輪流地有时受到浸湿，有时受到干燥，而整个群落仍然沒有重大变化。

在草本蕪原上，瓦特发现了由4个时期构成的小斑点演替。第一期是羊茅（*Festuca ovina*）在石块表面的定居。后来，随着羊茅密丛的生长以及土壤在羊茅各个枝条之間的积累，就形成一个不大的草丘，其上仍然分布着羊茅。后来，羊茅密丛逐渐分裂为一些单独的贴近地面的小植株，每一小植株是1—2个枝条，并有垂直伸入土壤中的根。各个羊茅小植株之間的空隙，布滿着一薄层的枝状地衣——鹿角石蕊（*Cladonia alcicornia*）和石蕊（*C. rangiformis*）。这是“成熟期”。羊茅逐渐死亡，而地衣越来越茂盛；在地衣薄层下面可以发现“埋藏”的羊茅枝条和根碎段。这是“退化早期”。后来，在“退化晚期”中，枝状地衣为壳状地衣所演替：*Psora decipiens* 和 *Biatorina coeruleo-nigricans*。在这一期中，侵蝕显著表现，逐渐破坏和降低草丘，最后导致重新进入第一期，就是說，导致石质基质的裸露；此后，整个循环重新开始。瓦特指出，群落的每一部分相当于这4期中的某一期，而整个群落是一个特殊的“工作机器”，其中各期的相互关系具有一定的规律性。

在森林群落中，类似的时期（即小群聚的演替），按照瓦特的意见，决定于不同年齡乔木的成群分布，决定于其他种的树群的嵌入（例如，桦、櫟或樺的树群嵌入山毛櫟林中）。这些嵌入体的动态，按照瓦特的意见，可能既具有循环的性质，也具有系列

(前进发育)的性质；但該作者較为重視第一种性质。总而言之，瓦特把群落看作一个在演替期上平衡的坐标系統或工作机器。他极其过低評价群落的前进发育；在这种发育中，每一小斑点的发育可能仅仅暂时类似(而且純料是外表上类似)于循环发育，而实际上，它也是前进的系列的发育。虽然如此，但瓦特举出的材料是頗为值得注意的。

某一群落演替背景上的小群聚演替的研究，可以在調查时进行(这时要观察空間上的规律性，并根据这些规律性来判断时间上的规律性)，也可以用定位的方式进行。在小群聚非常显著的群落中建立定位样方的情形下，可能获得特別显著的結果。例如，在一个样方或样带的范围内，連續很多年来每年都进行各个小群聚的边界的观测，同时对每一小群聚的种类組成进行质量观测和数量观测。在处于較迅速变化状态的那些群落中，例如在植物丛生的陡坡麓积物、砂地、干涸沼泽或沼泽化的草甸和森林等等中，上述那样的观测必然提供极其值得注意的結果。

在南高加索，A. A. 格罗斯盖姆(Гросгейм)的同事們在第比利斯附近的达維德山的山坡上进行了上述那样的值得注意的工作。在这里，連續 3 年(从 1927 年到 1929 年)研究了灌木草原群丛(以綉綫菊和沟叶羊茅占优势)的各个小群聚在該山坡停止放牧和沿着坡地等高綫建立集水坑道的影响下发生的变化。在 3 年观察的时期內，获得了值得注意的結論：已經可以确定，由于这些措施的結果而发生的植被中生化，是以一些小群聚增加蘚被化程度和另一些小群聚增加草丛化程度，作为自己的最初阶段；正是由于这一点，才观察到某些旱生植物幼苗数量年复一年地減少的情形。

从上面所說的可以清楚地知道，小群落的研究将能够帮助說明含有这些小群聚的那些群落的演替特征。例如，森林进攻草原，不外乎是从在边界地带內接触的那些小群聚的相互作用开始的。

各个小群聚在两个或更多不同群落的接触带內相互作用的过程，在植物学文献中沒有充分闡明；然而，这些过程是非常值得注意的。关于这样的过程，我們仅仅在不多的著作中找到資料；这些著作包括 C. И. 闊尔仁斯基(Коржинский)的《俄国欧洲部分东部地带黑土草原区域北界的植物地理和土壤方面》一书的附录，这一附录早在 1889 年就发表了。在森林群落和草原群落的接触地点，闊尔仁斯基观察到灌木对很多典型草原植物的不利影响，以及相反地，灌木对森林植物的有利影响。他注意到，草原植物成班点状地出现于土壤裸露的地点。至于在灌木遮阴土壤的程度虽然不大的那些地点，则保存下来的草原植物仅仅是灌木草原所固有的那些植物；除了这些植物以外，森林植物也侵入这些地点。

小群聚演替作为整个群落演替最初阶段的作用，在沼泽化多草丘地段天然干燥的情形下，表现得非常显著。我曾經在远东区沿海边区某些河谷中观察到这样的演替的各个阶段。在这里的沼泽化多草丘地段上，形成草丘的种是各种苔草，最常是具附体苔草(*Carex appendiculata*)。同时，每一个这样的多草丘地段，通常都至少是 3 个小群落型的镶嵌。第一个小群落型占据着草丘的頂部，是由少量混有貼地苔蘚、而有时还混有有花植物的苔草株丛构成的。第二个小群落型在草丘下部环绕着每一草

丘而分布；它以狭叶拂子茅(*Calamagrostis angustifolia*)或大叶章(*C. langsdorffii*)占优势为特征。最后，第三个小群落型在各个草丘之间的空隙发育；它以各种小草从苔草以及象千屈菜(*Lythrum* sp.)、驴蹄草(*Caltha* sp.)、沿沟草(*Catabrosa* sp.)等等那样的沼泽杂类草占优势为特征。沼泽化多草丘地段的干燥是从草丘顶部开始的。草丘顶部的苔草开始逐渐死亡，这时拂子茅逐渐占领整个草丘，因此，拂子茅密丛在草丘顶部形成整个盖帽。拂子茅在占领了苔草死亡留下的地点之后，已经不但不能使草丘进一步增大，而且相反地，由于自己的根状茎（这些根状茎虽然通常不长，但却是匍匐的）茂盛生长而使草丘变得疏松。草丘开始变形，并逐渐下沉。仅仅少量混有苔草的潮湿杂类草拂子茅草甸，逐渐产生。这样的草甸的表面通常仍然具有从前这里存在过的草丘的痕迹。

当然，演替不但是群落和小群聚所固有的，而且也是群落复合体和大植物景观、植物带等等所固有的。群落和小群聚的演替是在同这些较大的演替保持密切相互联系下进行的；由此可见，每一群落的种类组成不但是该生境条件的函数，而且也决定于周围植被，而周围植被本身则决定于很多地质原因、历史原因和其他原因。正象不可以在群落的背景以外来认识小群聚那样，也不可以在群落与周围其他群落的联系以外，在以群落为一个组成部分的复合体、景观、植物带的背景以外，来认识该群落。

这种情况对于理解某些指示植物（即某些生境条件的指示者）是具有意义的。可以理解的，某一群落、特别是个别植物种，对一定土壤条件和小气候条件的适宜性，可能在一个复合体、景观、植物带变成另一些复合体、景观、植物带的过程中，发生剧烈的变化。例如，在伊梅列季亚（西格鲁吉亚东部）的下森林带中，克里米亚蕨(*Pteridium tauricum*)植丛主要出现于  $\text{pH} = 4.5 - 5.5$  (在  $\text{KCl}$  提取液中)的酸性土壤上；而在塔雷申的同一带（阿塞拜疆东南部的多林地带）内，这些植丛占据着  $\text{pH} > 6$  的土壤上。此外，显然的，克里米亚蕨在伊梅列季亚也可能占据  $\text{pH} > 6$  的土壤；实际上，它在那里甚至也在石灰质坡地的极其粗骨的碳酸钙土壤上形成植丛，但在大多数情形下，它被在该条件下较有抵抗力的其他种从那里排挤掉。至于在塔雷申，则相反的，克里米亚蕨被从酸性土壤上排挤掉，在这种排挤过程中起显著作用的，是其植丛分布于下森林带内的矮接骨木(*Sambucus ebulus*)。

南高加索和北高加索的某些地区内的松林生境的比较，是另一个、更加值得注意的例子。在阿尔顿峡谷和在阿尔姆哈峡谷（北高加索），松林主要出现于北坡，南坡上则发育着灌丛(*Spiraeeta* 等等)以及草本旱生植物和小半灌木旱生植物(*Artemisia maritima*)的植丛。同时，在基洛瓦坎区（北亚美尼亚），松林则倾向于南坡，而在北坡上则为山毛榉所代替。

可能造成这样的印象，似乎松林在北高加索和在南高加索东部具有不同的生态。但是，在研究松林周围的植被以及熟悉整个景观之后，我们将深信，在这两个地方，北坡和南坡从前都发育着松林。在北高加索，南坡的松林由于山区乡村主要位于阴坡的缘故而被砍伐掉。在亚美尼亚，北坡的松林由于为山毛榉林自然演替的结果而被排挤掉；直到现在，仍然可以在山毛榉林中看到在山毛榉中間星散分布的巨大老松

树。

构成景观的各个群落的相互作用，仍然不大为人所注意。在这一方面，过去曾经有人（例如坦菲里耶夫）详细研究了森林草原和森林冻原这些过渡区域；这些区域由于森林同草原及同冻原之值得注意的相互关系过程而受到人们的重视。但是，在那时候，地植物学仍然没有较详细拟定的研究方法。至于现在，则可以更广泛地和更深入地进行类似的调查研究工作，把各个小群聚在某些群落可能发生的演替过程中的变化的研究，作为这些调查研究工作的基础。这些调查研究工作不但在过渡地带内（森林草原和森林冻原），而且在两个或更多群丛的任何接触地点，也引起人们的兴趣。这些工作将不但具有理论意义，而且也将具有实践意义，因为它使我们能够更深刻地认识自然植物景观的本性，而这一点是改造自然植物景观以满足国民经济需要时所必需的。自然草甸借助于加种牧草方法的改良，森林采伐迹地上的造林等等，——都是同认识自然景观和认识构成自然景观的各个群落和小群聚，有密切关系的。

植被静态研究的时期曾经是地植物学发展的第一阶段；这个时期应当而且已经正在为植被动态深刻研究的时期所代替。

#### 第四节 区域植被的一般演替和历史

任何区域的植物群落一般演替，就其方向来说，完全不必符合于这些群落演化的一般过程，因为较古老的群落在个别情形下可能演替较新的群落型。例如，如果当地气候变得干燥，那末，森林可能为荒漠所演替，虽然在演化过程中，森林植被并不是在荒漠植被之前。虽然如此，但在一般演替下，群落型也不断地经历自己的演化成熟过程。任何的局部演替，就其方向来说，也完全不必符合于群落一般演替或群落演化；虽然如此，但局部演替永远是一般演替过程或演化过程的各个细小阶段之一。

不但可以提到植物群落一般演替，而且可以更广泛地提到植物群落历史。可以用各种不同方法来研究植物群落历史。例如，泥炭层或土壤的孢子花粉分析法就是这样的方法；这种方法可以提供关于某一区域的植被在过去很多地质时期内的更替的观念。借助于研究化石印痕和生物化石的方法（古植物学方法）来复原植被历史的方法，也属于上述一类。

克列门茨（Clements, 1984）建议采用“残遗植物方法”（relict method），以复原任何区域植被的历史过去和不久过去。必须指出，克列门茨把“残遗植物”这一术语理解得极其广义。所谓残遗种通常是指任何一个已经衰灭的古老植物区系的残存植物；这个植物区系不但在史前时期内繁荣过，而且常常在更古老的一个地质时期内繁荣过。这样的理解也应当适用于残遗群落；但是克列门茨把第三纪植被的残存物以及在栽培区域中以小片形式保存下来的野生植被，都合称为残遗植物。

克列门茨所理解的这种残遗植物方法，对于复原已经为人类大大改变的区域的过去植被的特征，是有意义的。克列门茨指出，在这样的区域，研究大路旁，特别是为天然植被覆盖着的铁道路堤边坡上的群落，是非常有意义的，因为在这些地点，植被

几乎不会蒙受人类的影响，代表过去植被的那些群落因而常常在这里找到自己的避难所。在气候变得干燥、植被因而发生强烈变化的那些区域，可以在地形的較低部位、在北坡以及在水分較多的地点，找到残遗群落。在很久以来就利用作放牧场的那些地区内，可以在圈围的非放牧地点看到残遗群落。

残遗群落，按照我們的理解，是指某一区域的古老植被的残存物；这些残遗群落常常可以根据它們在现代演替中的作用而为人发现。非常成熟和名副其实成型的、常常在种类組成和結構上与它們周围植被有显著区别的那些群聚，通常是残遗群聚。然而，它們在每一个这样的地点上存在得并不久，就很快为其他群落所演替；在这一点上，它們在純粹外表上类似于短期阶段。残遗群落为其他群落所演替，是以飞跃方式实现的，正象现代成型群落的演替那样；然而，在每一个这样的地段上的残遗群落死亡过程中，起着作用的常常正是在任何一个过去地质时期到现代时期的期间内引起这些群落死亡的那一因素。中部南高加索和东部南高加索的西部的高加索杜鵑 (*Rhododendron caucasicum*) 植丛，可以作为这种残遗群落的良好例子。这些植丛在种类組成和結構上是非常成熟的成型群落，虽然如此，但它們在南高加索的上述各个地点所起的作用，并不是在亚高山森林为亚高山草甸所演替的过程中的一个长期阶段，而是这个演替过程中的一个短期阶段。杜鵑植丛在山地区域內的森林上界以上分布成或多或少狭窄的带，并从上面进攻森林；至于在自己地帶的上界，则它們本身由于在无雪冬季内受冻而周期性地死亡，亚高山草甸植被就从上面侵移到这里发育。H. A. 布施(Бущ, 1931)以及 H. A. 和 E. A. 布施(1936, 1937)在巴尔卡里亚和南奥謝蒂亚，詳細研究了这些现象。当时发现，在东部南高加索，杜鵑植丛向森林进攻的速度，比它們为亚高山草甸所排挤的速度慢得多；这一点决定了杜鵑阶段在每一个这样的坡地上的短期性，并且导致杜鵑植丛在对它們不适合的不充分潮湿的东部南高加索气候下完全死亡。

亚高山高草群落可以作为残遗群落的另一个例子；虽然这类高草群落具有自己的相对成熟性(但肯定不是充分成熟，因为成型群丛沒有在这类群落中表现出来)和特殊性，但它在中部南高加索和东部南高加索中所起的作用，也不是一个长期阶段，而是一个短期阶段。高草群落或者插入两个森林之間的演替中，或者象杜鵑植丛那样，在森林上緣暫时地演替了森林，而本身后来也为亚高山草甸所演替。正象在杜鵑植丛中的例子那样，我們在这里也看到一个阶段是成型但不是长期的情形，而这一点恰恰是残遗群落的特点。

无论杜鵑植丛和高草群落，都是高加索第三紀高位山地植被的残遗群落。它們从第三紀到现在逐渐衰灭的基本原因，是高加索气候的大陆性的加强。

因此，在較潮湿的西部南高加索(科尔希达)，这些群落直到现在仍然起着长期阶段的作用；而在东部南高加索的西部，它們则仅仅起着較短期阶段的作用。在南高加索的更东方，它們完全从植被中消失。杜鵑植丛和高草群落的这种空間衰灭，反映了它們从第三紀到现在所发生的时间衰灭过程(Яромченко, 1956)。

这样看来，任何成型群落在很多地质时期內的衰灭，可能表现在下面一点：这个

群落先过渡成短期阶段的状态,后来才完全死亡。在南高加索西部,杜鹃植丛和高草群落的衰灭过程可能刚刚开始;而在南高加索的极东部和东南部,这个衰灭过程已經全部結束。

残遗群落的另一类型可能有时起着长期阶段的作用,但这个长期阶段已經大大改变。这样的群落通常容易根据它們的不均匀性(异质性)来辨认。例如,很多科学家认为南高加索的松林是冰川后干热期的残遗群落。但是后来,随着气候的变湿,它們在某些地点发生了草甸化。而现在,除了含旱生草本层的普通类型的松林以外,我們还遇到在松层(上层)之下发育着典型中生草甸草群的松林群丛。И. И. 杜马贊諾夫(Тумаджанов, 1937)把这些群丛叫做 *Pineta prasinosa* (青草松林)。这些群丛在生态上是不均匀的,因为它們的上层是由旱生植物构成的,而下层是由中生植物构成的。这类群丛就这样暴露了自己的残遗性。

可是,不但在南高加索,而且在很多其他区域,松林的残遗性也在下面一点暴露出来:它們常常不是长期阶段,而是短期阶段,它們最常是在山毛櫟林、云杉林和冷杉林中間的火烧迹地上产生,后来經過一个时期,又重新为山毛櫟、云杉或冷杉所演替。这种演替是以这些耐阴树种之一侵入松冠下面而排挤了松树的方式发生的。

在高加索的其他在生态上不均匀的残遗群丛中,可以举出含有斑叶羊茅的高位山地草甸化草原 (*Festuceta variae*);在这里,草原旱生密丛禾本科植物 *Festuca varia* 常常与中生草甸草本植物結合起来。旱生植物和中生植物在这里不是扩散地混合起来,而是分別形成自己的小群聚;这些小群聚在生态上和結構上彼此有显著区别,它們在本质上甚至属于不同的植被型(草原植被型和草甸植被型),但却是一个群丛的固定构成部分。应当把这些草甸化草原也看作干热期的残遗群落。

除了孢子花粉分析的古植物学方法和残遗植物方法以外,各种不同的其他資料(已經不是植物学資料),例如,地形和土壤的特征,民族历史的报导,某些地段的当地名称(常常用植物名称来命名)等等,——也能說明該区域植被的历史。

所謂群落迁移(миграция сообществ)的概念,是一个新的概念。可是,这个概念只有在稍微轉义的意义上才能适用于群落。

无疑的,很多植物种常常不是单株地迁移,而是成群地迁移。每一个种的种子和其他传播体的分布,虽然不决定于其他种,但是当这些传播体发育成新植株的时候,每一幼苗的周围情况,就是說,在該幼苗附近究竟有哪些植物种由种子萌发而生长着,对于該幼苗具有重大的意义。这时,过去历史上已經适应于共处的那些幼苗組合,将具有最大的生活强度。正是由于这样的方式,从前在另一地点存在过的那一类型的群落,就在这个新地点上形成起来。

有时,发生迁移的,不是整个群落,而只是其中的一层,或者是构成該群落的一个或几个小群聚。在这些情形下,可以說是植物种复合体(видовой комплекс)的迁移。有一些科学家非常注意俄罗斯平原的櫟林复合体和樺林复合体在冰后期內的迁移。从南方向北方移动的櫟林植物种复合体,与北方樺林植物种复合体发生接触;这种接触在俄罗斯平原现代闊叶林的形成中起了重大的作用(Клеонов, 1941)。

群落迁移和这种复合体个别种迁移的研究，是植被历史研究工作中的一个极其值得注意的部门。

植被的历史演替(историческая смена)的某些問題，曾經成为热烈辯論的对象，例如关于俄罗斯平原上的森林和草原之間的相互关系的問題。这个問題的科学討論在50年前就已經开始了。

С. И. 闊尔仁斯基(Коржинский)认为森林进攻草原，认为在巨大冰川退却之后，俄罗斯平原的现代森林地点上，首先发育的是草原，这些草原后来才为森林所演替。按照闊尔仁斯基的意见，草原为森林所演替的过程一直继续到现代，但是人类常常妨碍这个过程，人类的活动有时甚至使草原地段扩大到森林地段上。很多科学家，其中包括 Г. И. 坦菲里耶夫(Танфильев)以及后来的 Г. Н. 維索茨基(Высоцкий)，都支持闊尔仁斯基的观念。

В. И. 塔里耶夫(Талиев)提出了完全不同的看法。他认为，俄罗斯平原的大多数草原区域之所以产生，完全要归因于从前曾經在这些地点定居过的游牧部落。森林主要是由于大规模火灾而消灭的，草原就在森林地点发育起来。塔里耶夫认为草原土壤中有些地方可以遇到的树根孔道的痕迹，是现代草原地点上曾經存在过森林的証据之一。可是，另一些科学家指出，那些被塔里耶夫认为是树根通过的孔道，实际上是鼴鼠穴道。

有人也提出了一些其他的証据，例如森林中有些地方发现的古墓，来証明某些现代森林地段上曾經存在过草原。

大家知道，在草原上居住过的游牧部落，具有堆迭坟墓的风俗。

Г. Э. 格罗謝特(Гроцет, 1930)在从1930年到1936年出版的很多著作中，发展了关于森林草原带內的森林面积和草原面积的經常重新分配(“游牧”)的假說；按照他的意见，这种重新分配既排除了森林縮小而草原扩大的情况，也排除了相反的情况。森林在占据着草原土(黑土)的时候，使草原土变得貧瘠和变质。这样的土壤已經不利于对土壤要求严格的櫟林(該地帶內的森林主要是櫟林)的生存了。結果，森林让位于草原；草原使黑土重新复原，重新为森林的定居創造条件。虽然现代土壤学并不否认黑土的变质和复原的可能性，但森林草原带內的草原和森林的游牧假說，引起了剧烈的批判意见。有很多事实与这个假說显然相矛盾。例如，根据 Н. К. 普罗霍罗夫(Прохоров)、П. С. 波格列布尼亞克(Погребняк)、П. П. 柯哲甫尼科夫(Кожевников)等等很多科学家的資料，在森林草原带內，櫟树不是在黑土上生长得較好，而是在灰色的灰化土和弱灰化土上生长得較好。此外，草原和森林的游牧假說与景观演化的观念相矛盾，这种观念在自然地理学中找到越来越多方面的証据<sup>1)</sup>。

Ф. Н. 米里科夫(Мильков)提出了一种理論，认为地形是苏联平原上的森林和草原的相互关系的主导因素。因为地形服从一定的发展规律，这些规律在頗大程度上决定土壤形成条件，所以这些原因在森林和草原的分配中是主要原因。地形不是停

1) Н. Ф. 闊马罗夫(Комаров, 1951, 第93—106页)在《黑土草原植被演化的阶段和因素》一书中，报导了对 Г. Э. 格罗謝特假說的詳細批判意见。

滯的形成物：它发生着有时較迅速，有时較緩慢的变化；在地形发展中起着作用的，不单是侵蝕现象（其中包括河流活动），而且是造陆运动（地壳的各部分的长期緩慢的下沉或上升）。这一切就决定了森林和草原的分配（这种分配不是靜止不动的）的动态。森林地段和草原地段經常在重新分配着，虽然这种重新分配是非常緩慢的过程，是个人在一輩子的期間內不能清楚观察到的。可是，与过低估計景观前进演化发育的 Г. 9. 格罗謝特假說不同，Φ. H. 米里科夫认为，森林地段和草原地段的重新分配虽然可能具有循环过程的外部特点，但实际上不是循环的。例如，如果某一地段为森林占据着，后来經過数千年，由于地形变化，草原占据了这个地段，后来又重新是森林占据它，那末，森林的第二次出现不可能发生于与从前条件完全等同的条件下，因为相隔那么长久的时间，无论土壤和气候都不可能不发生变化。此外，Φ. H. 米里科夫（Ми́льков, 1947, 1950, 1953）还提出了一种想法，认为现在以从喀尔巴阡山到阿尔泰山的整片地帶的形式出现于苏联領土上的那种森林草原景观，是从冰川前时期內就在該土地上存在的古老景观。

順便指出，北美洲普列利群落起源的现代观点也认为这类群落具有显著的古老性。著名的美国生态学家和地植物学家威卫尔（Weaver, 1954），在其关于北美洲普列利群落的新著作中写道，普列利群落起源于第三紀，可见，具有 25,000,000 年的年齡。固然，普列利群落后来部分地分布于摆脱冰川覆盖的那些地点。但是，普列利群落的现代領土的西南部大片地段，从来沒有处于冰川之下。

B. P. 威廉斯以完全不同的立场来处理俄罗斯平原的森林帶和草原帶的相互关系的問題。在威廉斯和 3. C. 菲里坡維奇（Ви́льямс и Филиппович, 1936）为 B. B. 道庫恰耶夫的《我国草原的过去和现在》一书所作的序言中，威廉斯批判地分析了关于俄罗斯平原的森林和草原的相互关系的一切基本理論。威廉斯既不同意塔里耶夫关于草原在为人所消灭的森林的地点上到处发育的意见，也反对森林进攻草原的理論。同时，他反駁关于草原在草原帶內的“永恒性”的观点，认为，一切的自然帶都应当在它們的历史发展中、在它們的动态中来研究。按照威廉斯的意见，自然帶和气候都由于宇宙起源方面的原因而在地球表面上合乎规律地移动位置。例如，在现代草原帶的地点，从前曾經存在过森林帶，而在更早以前（在冰川期及其后不久）則存在过冻原帶。在这一切地帶向北方移动的过程中，草原开始进攻森林，这种进攻一直繼續到现在。如果在某些地方观察到相反的情形，那末，这些情形是局部的、地方性的和較短期的现象。威廉斯举出草原帶进攻森林帶的很多証據。

究竟是什么宇宙起源学原因引起半球的--切地帶向北方移动呢？威廉斯（Ви́льямс, 1939）对这个問題作了答复。他用地球的所謂进动（прецессионное вра-щение）来解释这一点，进动存在的根据如下：每年春秋分的时刻都比前一年提早 30.1 秒。地球的进动是朝着从北北西到南南东的方向发生的，它大約在每 100,000 年內完成一个周期。威廉斯写道：“地球的进动引起下列的效果。现在的极区大約在 25,000 年后将通过赤道。再过 25,000 年后，极区将埋沒于南极冰川下；再过 25,000 年后，它們将再通过赤道，但这一回是通过西半球的赤道；再过 25,000 年后，它們将

回到原来的地点附近”。由此可见，每一地带在地域方面总是移动的。可是，虽然现在任何人都不怀疑各个自然水平带和垂直带的动态性或移动性，但威廉斯关于欧亚大陆平原一切地带向北移动的论点，常常引起争论。至于这些移动用地球进动来解释，则根本不能被接受。K. A. 库里科夫(Куликов, 1957)批判地研究了 B. P. 威廉斯的解释。他指出无论在进动中和在章动(нutationное движение)中，地球都连同天轴作为一个整体而转动着；天轴正象通常所想象的，联结着两个天极：小熊星座区域内的北天极，以及与其相对的南天极。地球的这种运动与地球两极的移位毫无关系；我们附带提一下，这种运动因而也与自然带的移动毫无关系。K. A. 库里科夫完全否定 B. P. 威廉斯提出的以 100,000 年为一周期的地球进动。固然，地球对于天轴来说也发生不显著的移动，这些移动引起地球两极的移位，但这些移位是微不足道的，例如，这一点可以从下面的事实看出来：北极在这种情形下没有超出每边长仅仅 26 米的一个正方形以外。

II. H. 克雷洛夫(Крылов)也提出了与威廉斯类似的观点，但他不涉及宇宙起源学原因的影响；B. Л. 闊马罗夫(Комаров)也在一定程度上倾向这种观点；最近，H. B. 巴甫洛夫(Павлов)根据中亚细亚植被研究材料，热烈地支持这种观点。Л. С. 贝尔格(Берг, 1947)直到逝世时始终是草原进攻森林假说的坚决反对者，他曾经在《气候和生命》一书中详细论证了自己的观点。贝尔格主要是根据中亚细亚湖泊水位在最近数百年来上升的资料，并把这些资料同欧洲各气象站的资料作了比较，因而作出结论：整个北半球在最近几百年来气候逐渐变暖，同时逐渐变湿，按照贝尔格的意见，这一点不但完全推翻草原进攻森林的假说，而且也完全推翻中亚细亚逐渐干燥的假说。

M. С. 茲冈諾夫(Цыганов, 1952)对贝尔格的理论作了坚决的批判；他认为草原逐渐变干，“是以地心引力在任何大陆或任何区域的发展中的作用为根据的，地心引力决定了水经常流到地壳表层最低地点的倾向；由于这种倾向，水从大陆表面流入海洋的数量，一般总是比水通过大气到达大陆上的数量多些”(第 368 页)。茲冈諾夫指出，这一切就导致气候干燥。可是，草原带内的灌溉和造林的措施的广泛发展，不但促使草原带完全避免进一步干燥，而且促使气候朝着潮湿化的方向改变。

B. B. 道庫恰耶夫(Докучаев)也深信东欧平原逐渐干旱化，他认为干旱化是经常的和一贯的(而不是摇摆不定的)过程；这种过程一直在进行着(虽然它是缓慢的)，经历着千百年，并一直在增强着。道庫恰耶夫在其《我国草原的过去和现在》一书中详细讨论这种干旱化的原因，把这些原因基本上归结为下列几点：

1. 黑土带表面由于河谷的天然加深和加宽以及稠密的谷老谷网的发展的结果而显著增大。

2. 草原的几乎整片开垦；这一点消灭了“黑土所固有的、最有利于保持土壤水分的粒状结构”，使它变成“风以及各种水的片蚀活动的轻便财产”。

3. 浅洼地在我国草原上的消灭；所谓浅洼地是指各种各样长形的、但未定形的

---

\* 威廉斯著：《土壤学》，高等教育出版社，第 112 页，江苏人民出版社，138 页。——译者注

低洼地以及碟形或盘形的凹陷部位；这些浅洼地常常甚至形成暂时的小湖泊，有时成为“雪水和雨水的天然水库，以及供应数百条草原小溪的天然水源”。这一切浅洼地后来绝大多数都消灭了，这一点“部分地由于极稠密的谷网的发展，但主要由于草原的几乎整片开垦”。

道库恰耶夫在《俄罗斯草原水利调节方法》的专门一章中，提出了有关防止草原带进一步干旱化的一系列措施。

И. К. 帕却斯基 (Пачоский, 1904, 1908, 1917) 还指出一个曾经促使草原干旱化的非常重要的因素，这个因素是牲畜在未开垦地段上的践踏。

И. Ф. 闊马罗夫(Комаров)的综合性著作《黑土草原植被演化的阶段和因素》，具有重大的意义；这部著作是在该作者于列宁格勒被包围期间内的1942年逝世之后10年才发表的。在这本书中，阐明了与发展草原带经济利用有关的森林草原问题的历史。例如，曾经表明，В. И. 塔里耶夫绝不是草原次生起源观点的第一个拥护者；这个观点是帕拉斯(Паллас)早就提出的，它在十九世纪初叶的俄国文献中非常流行。坚决反对草原纯粹人为起源观点的第一个人是 К. М. 贝尔(Бер)。在 И. Ф. 闊马罗夫的书中，叙述了闊尔仁斯基(Коржинский)、柯斯特切夫(Костычев)、克拉斯諾夫(Краснов)、坦菲里耶夫(Танфильев)、李特维諾夫(Литвинов)、帕却斯基(Пачоский)等人关于这一方面的观点；但是，奇怪的是完全没有提及关于草原进攻森林的意见，也没有提及 В. Р. 威廉斯的意见，而该书的文献目录中甚至没有列出 В. Р. 威廉斯的著作。

最新的古植物学资料和古动物学资料，以及 К. К. 马尔科夫、В. П. 格里丘克、Н. С. 切波塔列娃等人(Марков, Гричук, Чеботарева и др., 1950)的著作中综合引述的孢子花粉分析资料，对于阐明森林和草原的相互关系的问题，具有很大意义。这些作者所作的结论，与 Ф. Н. 米里科夫关于森林草原景观是非常古老景观的结论，在某种程度上是类似的。然而，米里科夫认为萨王纳景观是森林草原景观的直接前身，而上述几位作者却作出结论，认为现代森林草原是由更新世“寒冷森林草原”发展而成的；该寒冷森林草原不是由现在观察到的櫟、榆和某些其他阔叶树种构成的，而是由桦和松构成的。这个寒冷森林草原的北界，比现代森林草原的界线稍微北些。

这样看来，俄罗斯平原的森林和草原的相互关系的问题，仍然不可以认为是彻底解决了。但是，无论森林和草原的天然相互关系是怎样的，我们知道得很清楚，苏联的草原地区和森林草原地区的广泛造林，将导致下面一点：现在，在人类的影响下，上述地区内实际上到处都是森林进攻草原。Ф. Н. 米里科夫(Милюков, 1951)非常正确地指出这一点。可是，他同时也作出了不正确的结论，认为现在由于人类活动的结果而发生的森林进攻草原，消除了进一步讨论在没有人类干涉时的可能变化的必要性。

这样否定阐明和研究那些在没有人类干涉时发生的植被变化的必要性，在方法论上是不正确的。如果采取这种错误的观点，就必然认为，可以完全不顾人类活动，或相反地，完全不顾植被发育中的自然倾向，而单独地研究植被。然而，地植物学研

究工作的基本任务应当如下：

1. 查明和研究植被发育中的那些与人类活动无关的自然倾向。这是不容易的，因为人类活动无论过去和现在都到处对植被发生极强烈影响。可是，完全不可以因而作出结论，认为我们有权利放弃这样的研究，有权利重复和加深 B. I. 塔里耶夫当时所犯的错误。

2. 深入和认真地研究人类活动对植被的影响；可是，应当使这种研究与植被发育中自然倾向的研究联系起来。

3. 拟定有关人类进一步有计划地对植被发生影响的措施。这个极其重要的国民经济问题，应当成为任何地植物学研究工作中的主导问题。除了人类的现有影响以外，我们还要经常考虑到植被发育的自然倾向，因而也就是考虑到植被发育的可能；只有在这种情形下，上述的问题才可能获得真正的解决。否则，我们将不能预见某一植被在人类影响改变时将发生什么情况，因而将不能正确解决我们的基本任务：进一步改造植被，同时改造土壤和气候。

匈牙利植物学家广泛利用孢子花粉分析法，对匈牙利植被历史作了值得注意和多方面的研究。阿尔弗列德区（这个低地位于匈牙利北部，是主要农业区）的植被历史，在这个问题中占着中心地位。按照施沃（Soo, 1958）的证据，由气候所决定的草原在阿尔弗列德区内存在的最后一个地质时代，是中石器时代（公元前 7,500—5,500 年）。草原动物（特别是啮齿类）居住地化石，被确定为这个时代。那时在阿尔弗列德区分布的草原植物（大多是黑海区成分），现在仅仅出现于在黄土性山脊偶然保存下来的生荒草原地段上；而大部分的草原土壤已经开垦。在阿尔弗列德区内，秋绵枣儿（*Scilla autumnalis*）、伏尔加侧金盏花（*Adonis wolgensis*）、俯垂鼠尾草（*Salvia nutans*），是这样的残遗种。

在冰后期的大西洋时代（相当于新石器时代，公元前大约 5,500—2,500 年），气候变得较为潮湿。在阿尔弗列德区的草原上，出现一些森林孤岛，产生了阿尔弗列德区的现代森林草原；这片森林草原是由与草甸草原间隔排列的櫟林构成的（*Festuceto-Quercetum*）。

最后，在亚大西洋时代（公元前大约 800 年），阿尔弗列德区重新开始缓慢干燥。在史前时代，阿尔弗列德区是“森林和沼泽、草原和泥炭地的荒野区域”。在有史时代，阿尔弗列德区人为地丧失了森林，增加了草甸和放牧场，而在土耳其侵略之后呈现了普施塔群落（*Puczta*）的外貌；这个名称按照匈牙利语的意义是“荒漠的、荒漠化的、荒原化的”，起源于斯拉夫语 *пустыня*（荒漠）。

阿尔弗列德区的现代草原植物区系的分析表明，这个植物区系非常接近于匈牙利中山区域的石灰质高地的植物区系。克尔纳（Kerner）当时就提出了这个观点；到 1900 年，著名匈牙利植物学家波尔巴什（Borbasch）把这个观点发展为“前中山理论”（*Osmatra-Theorie*<sup>1</sup>）。这个理论与下面一种意见相反：匈牙利普施塔群落在植物区系上近亲于南俄草原。

1) “Osmatra-Theorie”一语起源于“os”（祖先、前辈）和“matra”（匈牙利中山区域）。

应当指出，平原草原植物区系的山区起源，并不单是阿尔弗列德区的特征，而且在很大程度上也是乌克兰西部区域的特征。这种山区起源也涉及南俄草原；然而，匈牙利和乌克兰西部的平原草原以当地的石灰质高地为自己植物区系的发源地，而俄罗斯南部和乌克兰东部区域的平原草原在植物区系上则接近于高加索和中亚细亚的山地草原。

按照施沃的意见<sup>1)</sup>，草原植物区系在阿尔弗列德区的低地上的分布，经历了两个阶段。第一阶段是史前时代的原生古草原(прастепъ)阶段。这个阶段以阿尔弗列德区由于气候长期变化而出现森林为结束；同时，古草原的残存物，在前中山区域本身的避难所中以及在阿尔弗列德区的黄土性土壤、砂质土壤和盐渍化土壤上，都保存下来。第二阶段是次生草原阶段，出现于有史时代，这是草原植被在人类影响下扩大的阶段。

## 第五节 植物群落的演化

植被演化不同于植被演替(局部演替和一般演替)；它是从前未存在过的新群落型的形成过程。现代的一切群落型都是演化形成的結果，这一点在較为稳定的成型群落方面表现得特別显著。此外，甚至极其定型的一切成型群落也都繼續发生演化，虽然这个通常极其长期的过程比演替大大更加难于研究。

我們将以群丛 *Pinetum myrtillosum* 作为例子；这是以松为第一层、黑果乌饭树为第二层、灰藓为第三层的黑果乌饭树松林。这个群丛不是各种植物的偶然組合，这一点可以从下述的情况看出来：这个群丛占据着許許多地段，虽然其中很多地段彼此相隔很远，但每一地段上的群落的种类組成和结构仍然是非常相似的。此外，任何一个成型群落在它为人类所消灭的那一地点上复原；很多这样的例子是大家都知道的。例如，在俄罗斯北部的云杉林火烧迹地上，松林暫時产生，但后来，它們在沒有人类干涉的情形下，通常迟早为云杉所演替。在熟荒地上(撂荒的耕地上)，如果听其自然，那末，經過一定(长久)期間，由于其上植物丛生的各个阶段演替的結果，就产生了在該地开垦以前所有的那种植被。Г. Н. 維索茨基把群落的这种复原过程叫做复生作用(демутация)，И. К. 帕却斯基則把它叫做再生作用(регенерация)。复生过程或再生过程証明，成型群落是顽强的形成物，其中各个植物种都很好地相互选择，而整个群落則很好地“迁就”土壤气候条件。各种植物为了一起生长的相互选择，就是群落的这类形成过程——或換句話說，演化过程——的基础。无疑的，这种选择要經歷极长的时间；在这个期間內，有些植物种有时来得及发生显著变化，获得了足以保證它們在該条件下順利生长的新特性。

除了种的选择以外，还发生着群落的选择。在正在产生的一切植物組合中，只有那些最顽强的、能整体地(而不是个体地)創造只对这个植物組合有利而对外来植物不利的环境之植物組合，才能維持长期生存。正是这样的群落，在一定生境为植物所定居的时候，才会重现很多次；而且，其中一些群落在植被演替中占了短期阶段的地

1) 我們轉引自温德尔贝格的著作(Wendelberger, 1954)。

位，另一些群落則占了成型阶段的地位。

至于其他較不頑強的植物組合，則或者在自然界中完全不重现，或者只作为非常短期的阶段而重现；这样的短期阶段是在任何足以使植被結構根本动摇的因素的作用下（不同植被类型在交界地帶內的接触，采伐，火烧等等）产生的。正因为如此，所以我們在自然界中观察到的，不是数目无限的成型群丛，而仅仅是数目比較有限的由于群落選擇的結果而形成的成型群丛。苏联植物学家 B. B. 列越达托（Ревердатто，1935）第一次論証了群落選擇的概念。群落選擇，或即列越达托的所謂次級自然選擇（他把初級自然選擇理解为个体在物种形成过程中的選擇），是群落演化的重要动力之一。

一切的植被类型（森林、草原、草甸等等），都是在演化过程中造成的。这里发生一个問題：这些植被类型彼此存在着什么亲緣关系，什么植被类型較为古老，什么較为年青，是森林起源于草甸，或者草甸起源于森林，或者草原起源于草甸呢？

早在十九世紀末叶，地植物学創始人之一 И. К. 帕却斯基就嘗試解决这个問題。在上面已經提到的論文《植物区系的发育阶段》（Пачоский, 1891）中，帕却斯基提出了一种想法，认为每一区域的植被在其自然发育中都經歷着 3 个順序阶段：荒漠阶段，草原阶段，森林阶段。由此可见，按照帕却斯基的意见，森林起源于草原，草原起源于荒漠。后来，帕却斯基（1925）进一步修訂了他的最初方案，提出了一个不但反映植被演化中的“进展”（прогресс）而且反映“逆行”（рергесс）的順序系列：

荒漠（暫时的）

普列利群落或草原（进展型）

森林（进展型，逆行型）

薩王納群落（逆行型），部分地是冻原

荒漠（逆行型）

我們看到，帕却斯基在这里并沒有改变他自己关于植物群落进展演化的順序进程的观念：草原由荒漠发育而成，森林由草原发育而成。

A. A. 格罗斯盖姆（Гроссгейм, 1929）以不同的观点来解决这个問題。他在阿塞拜疆的荒漠帶內观察到一些特殊的他所謂的荒漠森林。这些荒漠森林位于蒿类荒漠<sup>1)</sup> 和黃連木櫟林（*Quercus longipes* + *Pistacia mutica*）的接触地点；它們是由黃連木构成稀疏上层的蒿类荒漠。格罗斯盖姆认为，他观察到的空間过渡（荒漠—黃連木荒漠森林—黃連木櫟林—櫟林），反映着这一切植被类型的发生学相互关系，于是提出了一种想法，认为森林植被型起源于荒漠植被型，而荒漠森林恰恰是联系环节。格罗斯盖姆在批判帕却斯基的观点时，提出了“荒漠→森林”以及“荒漠→草原”这两个系列，来代替“荒漠→草原→森林”这一系列；按照他的意见，他提出的两个系列对于在温和气候条件下的植被发育都是必不可少的。按照格罗斯盖姆的意见，荒漠类型发育成森林以及荒漠类型发育成草原，是两个相反的傾向：在第一种情形下，发育朝着造成乔木群落的方向进行，而在第二种情形下，发育朝着造成生草群落

1) 按照格罗斯盖姆的叫法，是蒿类半荒漠。

的方向进行。至于荒漠，则它作为最初的类型，既包含生草形成过程的原始类型，也包含木本植物的原始类型(半灌木)。

格罗斯盖姆的方案，正象帕却斯基的方案那样，沒有反映植被类型的演化成熟过程。必須注意到，现代植物群系的原型(прототип)很可能不是該区域的其他现代群系，而是现在部分地已經完全不存在，而部分地作为衰亡残遗群落而出现或者只在較古老植物类型仍然残存的那些区域內分布的那些群系。至于格罗斯盖姆观察到的那种空間过渡(荒漠→荒漠森林→森林)，如果符合于时间过渡，则这些过渡仍然不是演化性过渡，而仅仅是演替性过渡。換句話說，如果甚至现代在某一区域內正在发生着荒漠为森林所演替的过程，那末，这完全不意味着森林植被型在其演化过程中起源于荒漠植被型。

格罗斯盖姆(1948)在其晚年的著作中，提出了一个較为广泛的植被演化方案，其中增加了从荒漠带的草甸状群聚到草甸的发育路綫，以及很多其他发育路綫。可是，正象第一个方案那样，这个方案所反映的，不是各个不同植被型的演化形成，而是南高加索东部的荒漠带及其相邻地帶內的局部演替的方向。

我在自己的一部著作中(Яроменко, 1946)，曾經嘗試編制各个基本植被型的真正演化(而不是局部演替)的方案。这个方案的出发点如下：现代森林的“祖先”是所謂希列亚群落(Hylaeion)；这些群系常常叫做热带和亚热带的“雨林”，虽然希列亚群落这个名称本身在很久以前就为洪保德(Humboldt)提供給科学，但直到后来才为A. II. 伊里因斯基明确地划成特殊的植被型。伊里因斯基(Ильинский, 1935)強調指出，希列亚群落与森林的区别在于希列亚群落具有下列的特点：(1)个体节律和种节律比季节性节律占优势(就是說，在希列亚群落中，每一植物种或甚至每一个体都具有自己的发育节律)；(2)乔木的上冠五光十色而且庞大，并有藤本植物；(3)附生植物(其中包括有花植物)很多；(4)大多数乔木树种沒有芽鱗；(5)生活型极其多种多样和丰富。希列亚群落的貧乏化以及它們对季节强烈更替的适应，可能导致森林的形成。

热带荒漠以及占据着从热带荒漠到希列亚群落的过渡区域的薩王納群落，是另一些极其古老的植被型。由于乔木树种从薩王納群落种类組成中完全消失，以及由于薩王納群落的一般貧乏化和对另一种季节性节律的适应，薩王納群落可能为温带气候的草原树立了开端。在这一方面，也存在着从薩王納群落到草原的显著过渡群系，例如在中亚細亚和南高加索所描述的半草原(полустепь)以及在中亚細亚所描述的半薩王納群落(полусаванна)。直到薩王納群落形成草原之后，在草原和荒漠的接触地点，半荒漠(полустыня)才可能作为过渡群系而产生。至于草甸植被型，则它一方面是在森林由于某些原因而稀疏的地点上由森林的草本层发育而成的。另一方面，草甸的“祖先”是亚高山高草群落；后者是古老的第三紀植被型，现在仍然在高加索、堪察加等等的某些地点保存下来。最后，山地草甸的“祖先”是高位山地的悬崖和麓积物的稀疏群落。草甸是以局部演替的方式从这些稀疏群落形成的，这些局部演替现在仍然观察到；草甸的形成是局部演替反映群落演化的一个途径的例子。这里举出的各个植被型演化联系图解(图21)仅仅是初步的草图。今后的研究工作必然为編

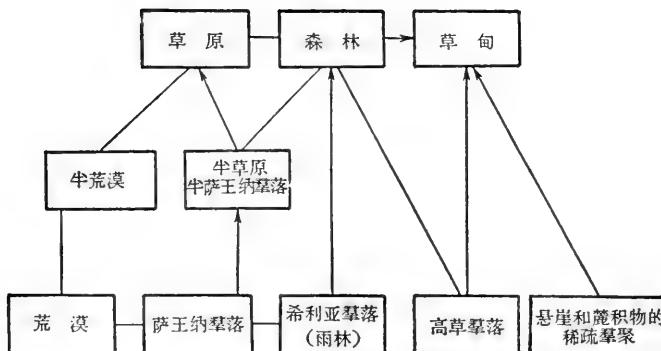


图 21 基本植被型演化联系的图解(引自 Ярошенко, 1946)

制更完善和准确的植被型演化图解提供材料。可以提出下列的意见来作为这样的未来方案的出发点。

显然,只有在較罕见的情形下,才可以設想,某一植被型是另一植被型的名副其实的演化前身或“祖先”。这样的情形不能可靠地判明;然而,另一类的事实并不引起人們的怀疑:在一个較高級植被单位的演化形成过程中,参与这个过程的,不只是一个原始类型,而是几个原始类型。

例如,图 21 表明,草甸植被型具有 3 个原始群落型:(1)森林的草本层,(2)高草群落,(3)高位山地的悬崖和麓积物的稀疏群聚;此外,有根据可以推測,还有很多其他植被型也不只具有一个、而是具有几个“祖先群落”型。可以把这些群落型叫做祖先,但只限于这一語的轉义。如果任何一个在演化上較年青的植被型具有好几个这样的“祖先”,那末,这可能意味着这个植被型是在这些“祖先”的相互接触地点首次产生的,而且每一个“祖先”都加入这个年青植被型的形成过程。这样的原始群落不应当叫做祖先,而应当叫做加入者(вкладчик)或参与者(участник 或 партнёр). 这样的命名強調指出这些群落在衍生植被类型的演化形成中的特殊作用;这种作用既在于一定植物种和种复合体“加入”新的正在形成的群落型,也在于它們“参与”新群落结构的形成过程。这时,从加入群落中获得的植物种及其复合体,在加入在演化上年青的正在形成的群落的时候,由于发展了对改变的生态环境的适应,而在进一步演化上获得了新刺激。几个不同植被类型的接触,可能就是造成这种在演化上年青的群落的前提;这几个接触的植被类型构成的新組合,起初是不稳定的,但后来逐渐形成較稳定的新类型。

群落演化的进一步研究工作应当在于确定加入者(参与者),以及确定每一加入者在某一群落型的形成中的特殊作用。同时,必須考虑到,群落的外部特征或其“形态”的演化具有两个方面,即由两个相互貫穿的过程构成;这两个过程是:(甲)群落的结构发生(структурогенез),即群落的某种结构的演化形成;(乙)植物区系发生(флорогенез),即由于群落演化而引起的物种形成。

我們將討論高加索山地草甸与它們的演化形成过程的 3 个基本参与群落型(森

林的草本层,高草群落,高位山地的悬崖和麓积物的稀疏群聚)之間的結構发生学联系和植物区系发生学联系(图 22)。

山地草甸同森林的草本层之間的結構联系,从这个草本层在林冠稀疏时过渡成草甸的过程的那种順序性,就可以看出来。高草群落在割草影响下以及在自然演替过程中,也可能以完全同样的方式“变成”草甸。草甸同高位山地的悬崖和麓积物的开闊群聚之間的結構联系,可以在这些石质坡地植物丛生并逐渐形成草甸的过程中看出来。草甸同上述 3 个参与群落型之間的植物区系发生学联系,也是同样显著的。很多草甸种同森林下层的种、高草群落的种和高位山地麓积物及悬崖的种之間的亲緣关系,可以証明它們的植物区系发生学联系:这些参与群落的很多特征种是相应草甸种的祖先。例如,欧洲森林报春(*Primula elatior*)在高加索高位山地草甸上有3个近亲种:*Primula cordifolia*, *P. pseudoelatior* 和 *P. Pallasii*; 其中最后一种也可以在阿尔泰山、萨彦岭和乌拉尔山的山地草甸上发现。高加索的悬崖森林毛茛(*Ranunculus brutius*)大概是高位山地草甸的 *R. Caucasicus* 的祖先,等等。草甸种同高草群落的种和高位山地悬崖及麓积物的稀疏群落的种之間,也可以观察到类似的植物区系发生学联系。此外,值得注意的,高加索山地草甸同堪察加和库页島的高草群落之間的联系,比同高加索高草群落之間的联系,在植物区系发生上更为密切。这一点說明,太平洋区域的高草群落是較古老的类型,它在远古时代曾經是高加索草甸的加入者,也曾经是高加索高草群落的加入者。

新群落型在各个加入者的接触地点上的形成过程,是群落演化的途径之一,可以把这种途径叫做吸收式演化 (эволюция путем вбирания)。另一种途径是一个群落型分化 (расчленение 或 сегрегация) 成几个衍生群落型的相反过程。北美洲南部各州的混交落叶林(Braun, 1935, 等等)以及科尔希达的混交林(Синская, 1933; Сочава, 1946),都曾经被描述为上述分化过程的例子。此外,李查斯(Richards, 1946)也曾经为热带雨林(希列亚群落)描述过类似的过程。在这一切情形下,都观察到一个含很多优势乔木种的非常复杂大群聚分化成几个通常各以一个乔木种占优势的群丛的过程。例如,基本上由 5 个树种(山毛櫟、栗、櫟、鵝耳櫟、櫟)构成的科尔希达低山带森林(海拔达 600—700 米),逐渐分化成几个以上述 1—2 个乔木树种占优势的群丛。沿着向科尔希达的北部和东部边疆的方向前进,可以在空间上观察到这些过程;毫无疑问,由于从上新世末期就开始的高加索气候大陆性稍微加强的影响,这些过程不论过去和现在都在时间上发生着。

分化作用是在某种程度上与吸收作用相反的过程;虽然如此,但分化作用总是与

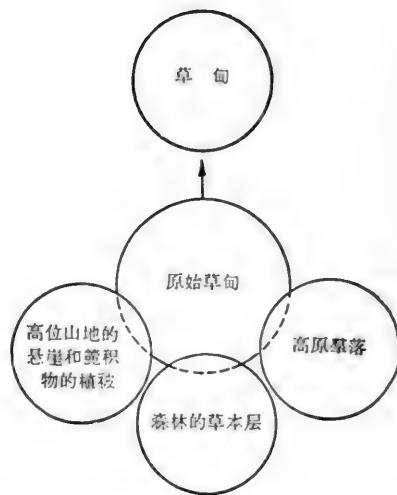


图 22 高加索高位山地草甸的演化形成图解

吸收作用结合起来,因为在一切情形下,多优势种的(具有好几个优势种的)原始植被类型以及它们的分化产物,都受到周围植被类型的影响;这些周围植被类型就其对原始植被类型及其分化产物的关系来说,永远在某种程度上起着加入者的作用。

М. Г. 波波夫(Попов, 1957)对针叶泰加群落演化起源提出了非常值得注意的看法。他认为,“混有针叶树种的櫟-鵝耳櫟-山毛櫟林,即前北方(пред boreальный)落叶林,是泰加群落的地理历史学前身,同时是群落系统发生学前身”(第 21 页)。泰加群落的植物区系,主要是依靠这个森林的植物区系形成的。可是,无论泰加群落和前北方落叶林的各个植物属、组、族或种,都以亚热带作为发育(最原始多样性)的基本区域。亚热带成分在落叶林中较为贫乏,而在泰加群落中更为贫乏(或者根本不存在)。例如,酢浆草属(*Oxalis*)在热带和亚热带内大约有 300 种,在前北方落叶林中有 2—3 种,而在泰加群落中只有 1 种(*Oxalis acetosella*)。对于露珠草属(*Circaea*)来说,相应的数字是 8,3,1。蔷薇的泰加种只有 1 种——*Rosa acicularis*。典型泰加植物林奈花(*Linnaea borealis*)的近亲,是亚热带和前北方的六道木属(*Abelia*)。

波波夫还注意到,杜鹃科(Ericaceae)和鹿蹄科(Pirolaceae)的常绿泰加种,由于它们的生活型与泰加群落的寒冷气候和潮湿生境的不相符合,很久以来就吸引了自然科学家们的注意。显然,必须在温暖海洋气候下追溯它们的起源;在这样的气候下,常绿植物恰恰是常见的。这一点作为证据有利于下面的说明:泰加群落最初是在相对温暖的山区滨海的、在很大程度上是岛屿的北极区内形成的,后来才从那里传播到大陆性的平原上。最后这个结论符合于 A. И. 托尔马切夫(Толмачев, 1955)关于针叶泰加群落山地起源的观点。

М. Г. 波波夫在论证泰加群落起源于前北方落叶林,更准确地说,起源于针叶落叶混交林(这种混交林显然类似于苏联远东区南部的现代针叶阔叶混交林);他尝试追溯,这些针叶阔叶混交林现在是怎样成为针叶泰加群落种类组成丰富的来源的。例如,关于铃兰,波波夫写道,这是“櫟-鵝耳櫟前北方复合体的植物区系的典型种。在库页岛上,它在有櫟林的北纬 46—47° 西南岸是极其常见的:它在那里通常直接在幼櫟树的下面生长。然而,在北纬 50° 的奥诺尔附近,它已经直接在毫无櫟树痕迹的落叶松泰加群落中大量生长。就这样,它进入泰加群落中,并随着泰加群落进攻櫟林以及泰加群落吸收櫟林的程度,而逐渐为泰加群落所吸收”(第 27 页)。总之,М. Г. 波波夫认为,在针叶泰加群落与落叶林的接触地点上,泰加群落进攻落叶林,同时,落叶林的一部分种在泰加群落中受了同化。这样看来,他指出一个重要因素,这个因素促使一个群落的种成为其他群落的加入者。同时,一个群落在某些条件下是较有生命力的、进攻性的,却从较无生命力的退却性的群落中获得加入者。

各个不同群落型之间的植物区系发生学联系,指出了下面一点:植物类型演化途径和群落演化途径是相互制约的。实际上,离开了群落演化过程,就不可能想象植物类型演化,或者换句话说,就不可能想象物种形成过程。固然,种由于适应新环境,常常可能从群落的一个演化系列迁移到另一个演化系列,然而,群落这一总体的演化以及构成群落的各个植物类型的演化,则是相互制约的。不但上面举出的草甸种起源

于加入群落的种的例子，而且許多的例子，都可以說明上述一点。只要指出下面的情况就够了。象藜科(Chenopodiaceae)、杜鹃科(Ericaceae)、景天科(Crassulaceae)、茅膏菜科(Droseraceae)等等那些科，都倾向于非常一定的群落型，只有在較为罕見的情形下才超出这些群落型的范围之外。

群落演化过程和物种形成过程之間的相互联系，可以用毛茛属(*Ranunculus*)来清楚地說明。这个大属的一些最古老的組，一方面含于沼泽群落中，另一方面含于高位山地悬崖和麓积物的群落中；較为幼齡的組則含于草甸和草原中；最后，另一些也較为幼齡的进化分枝则适应于水生生活方式。群落演化方向和物种演化方向在这里当然不完全符合，但在某些进化路线上，这样的符合却表现得非常显著。从毛茛的沼泽种到草甸种的类型形成途径，以及从高位山地悬崖和麓积物的种到草甸种的类型形成途径，就是这样；此外，可以推断，不但高位山地悬崖和麓积物的群落，而且很多沼泽群落型，就对草甸的关系來說也是加入者(图 23)。

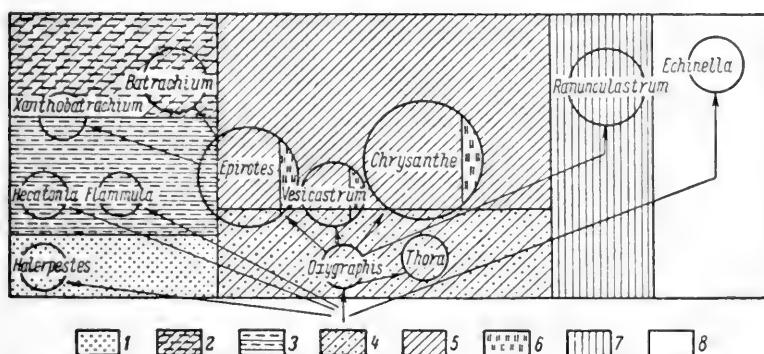


图 23 毛茛属的一些基本組的演化与群落演化的联系的图解(引自 Ярошенко, 1947)

1. 盐土沼泽群落； 2. 水生群落； 3. 沼泽群落； 4. 高位山地悬崖和麓积物的群落；
5. 草甸群落； 6. 森林群落； 7. 草原群落； 8. 短期群落，其中包括人为群落。

苔属(*Carex*)也是群落演化途径和物种形成途径相符合的良好例子；在这一属中，很多森林类型和沼泽类型就对草甸类型的关系來說是后者的祖先。在很多其他植被类型和这些植被类型所固有的植物种之間，也可以追寻出类似的相互关系。例如，旱生的疏林和草原，高位山地悬崖和麓积物的群落，高山五花草甸等等，都是如此；在追寻极其多种多样的各个群落型之間的植物区系发生学联系时，我們因而揭明某些群落型在其他衍生植被类型的形成过程中作为参与者的作用。例如，草原一方面同旱生疏林及薩王納群落有着植物区系发生学联系，而另一方面也同森林有着这种联系。草原同疏林及薩王納群落的联系，可以在落芒草属(*Oryzopsis*)、針茅属(*Stipa*)和某些其他属中追寻出来；而草原同森林的联系则由 И. М. 克拉舍宁尼科夫(Крашенинников, 1946)用蒿属(*Artemisia*)这一大属、特別是它的 *Dracunculus* 亚属來說明，这个亚属的-一切較原始的种都是森林种，而在演化上較高等的种中，大部分是草原种。

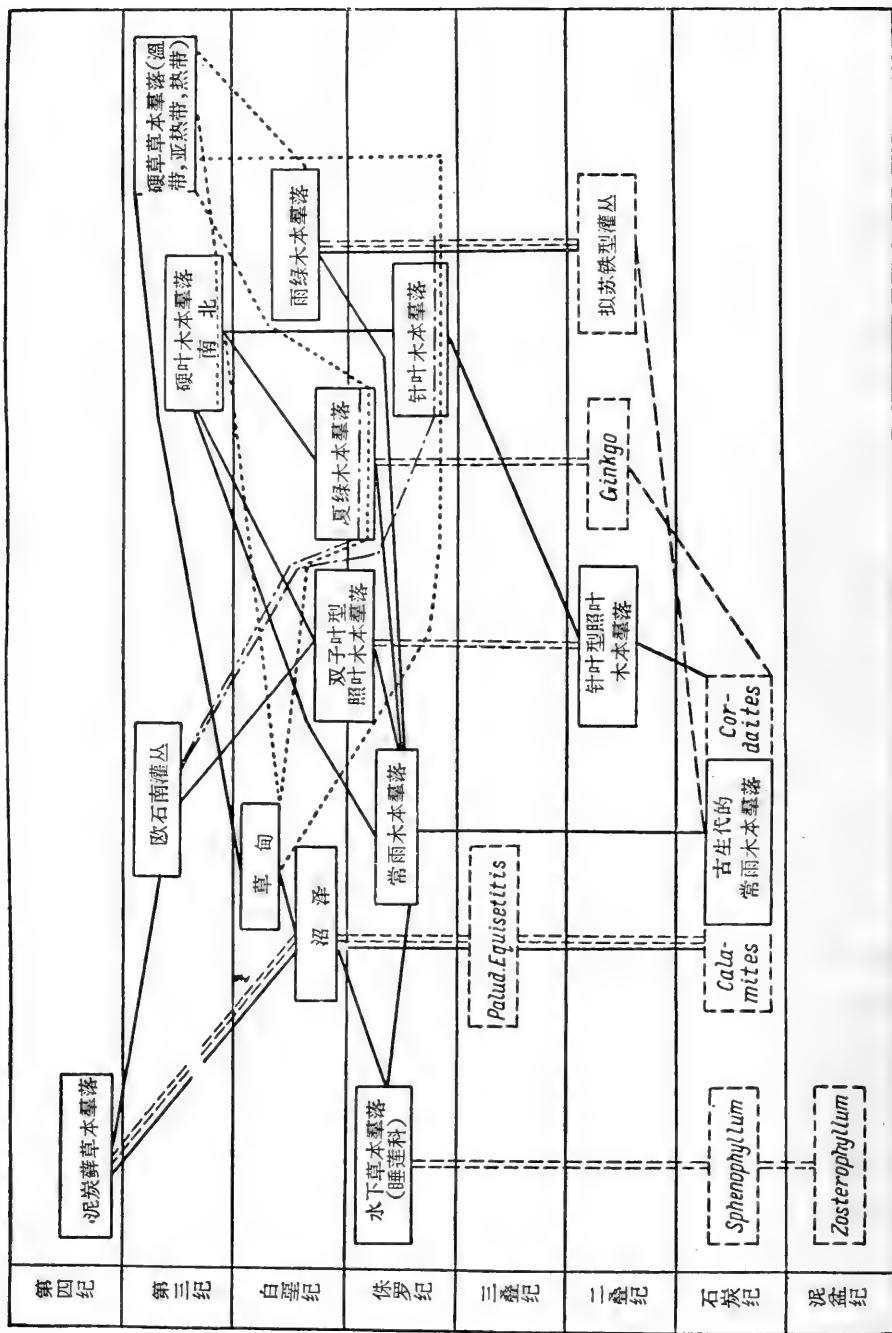


图 24 植物群落的發生學系統(引自 Andreanszky, 1954.)

安德列昂斯基(Andreanszky, 1954)不久以前发表了《植物群落的发生学系統》的值得注意的論文。从他的图解中(图 24),可以看出,这位作者认为雨林(希列亚群落)是在石炭紀就产生的最古老群落型之一。现代的雨林(热带雨林),无论在生活型的相似性方面(具革质叶的乔木、茎花现象、上叶的旱生结构等等),以及在构成这些森林的植物分类学类别方面,都与石炭紀的森林有联系。例如,在这两类森林中,都有木本真蕨和卷柏。从由苛得狄类(Cordaites)构成的那些石炭紀雨林中,在二迭紀产生了由类似于某些现代南美杉科(Araucariaceae)和杉科(Taxodiaceae)的类型构成的照叶型(相对闊叶落叶型)針叶林。此外,从石炭紀雨林中,也是在二迭紀产生了现代落叶林(夏綠林)的祖先。这些祖先可能是由类似于现代銀杏的乔木构成的。至于二迭紀照叶型針叶林,则安德列昂斯基认为从它们中产生了现代針叶林。值得注意的,安德列昂斯基大概沒有发现我的方案,但他也作出結論:在草甸的形成中,沼泽群落和各种森林群落的草本层都起着作用。至于草原,则在它们产生的过程中,森林的最早生草本种起着重要的作用。沉沒于水中的植物群落,按照安德列昂斯基的意见,是极其古老的群落。这些群落在泥盆紀和志留紀就存在了,当时在这些群落中占优势的大概是 *Zosterophyllum*。这些群落逐渐死亡,到石炭紀就让位于以 *Sphenophyllum* 占优势的群落。可是,这两类群落之間的联系,仅仅是生态的,而不是发生学的。在现代的沉水植物中,最古老的是起源于木兰科(Magnoliaceae)的睡莲科(Nymphaeaceae)植物。因此,由睡莲科植物构成的群落的发生学联系,不应当在古老的水生群落中寻找(这些联系仅仅是生态的),而应当在雨林中寻找。

安德列昂斯基的方案应当进一步增訂,应当把它同植物区系发生更深入地联系起来,同时改正某些缺点。例如,泥炭藓沼泽起源于欧石南灌丛和(固然作者本人也认为这是一个問題)草本沼泽的說法,是没有充分根据的。在方案中沒有列入某些山地群落型(例如高位山地悬崖和麓积物的植被),也沒有列入荒漠植被。此外,安德列昂斯基把各个群落之間的两类基本继承联系清楚划分开来,这是他的处理方法中非常宝贵的一点:他区分出发生学联系(在这种联系下,新群落的种起源于旧群落的种),以及生态发生学联系(экогенетическая связь)或生态学联系;在生态发生学联系下,“群落的生态面积为另一群落所占据,而后一群落的成员与前一群落的成员沒有亲緣联系”(第 188 页)。这样看来,安德列昂斯基清楚地区分出群落演替和群落演化,虽然他显然也承认这两类过程的相互貫穿。

## 第六节 統一植被发育过程

我們討論了植物群落的季节性变化和逐年变化,討論了植物群落的局部演替和一般演替,最后,討論了植物群落的演化。我們看到,这一切过程都极其密切地相互制约着,虽然在局部的个别的情形下,它们的方向可能是不符合的。这些现象在本质上不外乎是統一植被发育过程的各个不同方面;这个統一发育过程就其范围來說与 B. P. 威廉斯所理解的統一土壤形成过程具有同样一般的和广泛的性质。毫无疑问,这两个过程(植被发育和土壤形成)本身是更加一般的地球生物圈发育(其中包括动

物界发育)过程的两个方面。至于不受生物学因素制约而受社会因素制约的人类活动,则占着完全特殊的地位,但同时也与生物圈发育过程保持经常相互联系。

这样看来,统一土壤形成过程和统一植被发育过程一起汇合成统一的地球生物圈发育过程(其中当然也包括生物气候的发育)。然而,土壤发育过程在其各个组成部分中,在其个别方向和速度上,未必完全符合于植被发育的个别方向和速度。要在每一局部过程中寻找这样的完全符合,乃是对复杂自然现象的机械解释。这种分歧的情形是植被的某些自发演替的特征,例如,气候的一般干燥化可能较快地影响到植被的变化,而稍微较慢地影响到土壤的变化;由于这一点,有时可能在草原的下面观察到仍然具有过去森林某些特点的土壤。

在很多的人为演替下,例如在森林采伐和后来草甸形成的过程中,也观察到同样的分歧。这些草甸的土壤,特别是在草甸不使用作放牧场、而使用作割草场的情况下,仍然在很多年内保存森林土壤的特点,特别是有时保存典型的核状结构。还必须考虑到,植被的发育是与个别植物的生存有关的,与这些植物的传播体借助于风、水、动物、人类的传播有关的,与它们借助于匍匐茎的迁移有关的,等等。因此,植物(甚至高等植物)并不是名副其实的不动生物。我们在土壤方面看到的则是另一种情况;正因为如此,所以土壤形成过程和植被发育过程的一切局部方面没有也不可能完全符合。虽然如此,但这两种过程是相互制约的;因此,我们才观察到各个不同群落型符合于土壤形成一定阶段的情形。这两个过程的统一性以及它们的相互分歧情形的深入研究,是一个很大的科学问题。

另一方面,统一植被发育过程本身不单是我们观察到的群落各种不同变化的统一性,不单是由于环境变化而引起的结构发生和植物区系发生的统一性(如果把植物区系发生理解为由于群落演化而引起的物种形成的话)。问题在于植物类型的演化并不仅仅限于物种形成,它还包括由于物种形成而引起的较大分类单位的产生。这已经是“大系统发生”(большая филогения)的问题(Ильин, 1951, 1953)。例如,被子植物的产生就是植物界演化中的这种极大飞跃之一(被子植物的产生过程,是在某种程度上在不同时间内在广大地面上进行的,遍及各个不同植被类型)。当然,被子植物的产生不能不引起许多完全新的植被类型的出现。然而,物种形成这一较小的过程,不一定而且也不是在每一情形下都引起新群落型的产生。植被的发育可能在某种程度上越过物种形成,因为植被不但借助于植物区系发生的方式而发育,而且也借助于结构发生的方式而发育。现有植物种组合成新群落的过程,植被水平带和垂直带的移动等等那样的过程,就是说, B. H. 苏卡乔夫(1944)以“选择发生”(селекционизм)这一语的广义所指的那些过程,都可能属于结构发生。

“植被”和“植物区系”的发育,虽然在个别的局部情形下有很多分歧点,但汇合成一个一般的统一植被发育过程;“大系统发生”就是这个统一过程的各个不可分割的方面之一。

统一植被发育过程的一个极重要方面,是新群落型在各个不同群落接触地点的形成;这些群落不但可能属于不同群系或群系纲,而且甚至可能属于不同植被型。这

样的例子我們已經在有关植物群落演化一节中討論过了。曾經表明,例如,高加索高位山地草甸,最初是在亚高山高草群落、高位山地悬崖及麓积物的植被以及森林的草本层片的接触地带形成的,而且直到现在还继续形成着。我們看到,在这里,新群落型形成的参与者是完全不同的植物群聚,它們在分类学方面是不近亲的或亲緣很远的。它們不論过去和现在都在新的高位山地草甸群落型的演化形成中共同起着参与者的作用,因为它們在地面上彼此接触,形成一个景观单位、一个大群聚,这个景观单位或大群聚在其各个不同部分中具有复合的不均匀的生存条件特征。毫无疑问,其他不同的植被类型不論过去和现在也在各个不同的有时彼此不近亲的植物群落的接触地带内产生;在这些地带内,不同生存条件的相遇造成了使植物种本身和由它們构成的群落发生动摇的环境,这一点就导致新植被类型的产生。例如,薩王納群落是在热带和亚热带希列亚群落同荒漠植被的接触地带内产生的;而草原最初可能是在森林边缘的森林群聚同貧乏的衍生薩王納群落(半薩王納群落)的接触地点上产生的。在这些例子中,我們看到,不但物种形成以及与它有关的在各个不同群落分类学单位(群丛、群系等等)之间的演化继承性,都是统一植被发育过程的动力;群落对于某些地植物学景观单位(地域单位)的从属关系,对于大群聚、植物景观、植被带等等的从属关系,也是这样的动力。这一切的地植物学地域单位既然是植被演化的重要因素,所以它們在研究家的眼光中“变活”了,因为它們不可能是“地域的”(就这一术语的狭窄的形式的意义来理解)。它們并不是彼此“偶然”接触的群落的机械集合体,而是合乎规律的群落总体;这些群落总体是作为统一植被发育过程的结果而产生的,而本身又是这种过程的原因之一。

根据上面所說的,应当承认,植被的地域单位,或更准确地说,植被的景观单位,同时是植被的演化发生学单位;因此,在編制植物群落的演化分类法(而不是形式分类法)的时候,不可加以忽略。此外,还产生一个問題:草甸是或多或少同时在地球的一些分散地段上产生的,它們彼此沒有地域的联系;象草甸这样的植被型,要怎样处理呢?这样的植被型是否合法,或者它們应当取消,而用植物群落分类学的新景观单位来代替?这样的問題曾經是1957年5月在列宁格勒举行的全苏植物学会代表會議上的热烈討論的对象。这次討論的基本結果,见于植物区系和植被小組的报告摘要汇編中以及很多单独論文中,这些論文主要刊登在1958年的《植物学杂志》中。

在B. B. 索恰瓦专门討論編制“统一植被系統”方法的报告中,我們恰恰发现,草甸植被型、草原植被型、森林植被型和其他植被型这样的概念从“自然系統”中完全取消。固然,在B. B. 索恰瓦系統中,各个較小单位是根据普通特征而划出的,并命名为群丛、群系等等,直到群系綱,但再往上,各个群系綱不是合并成通常理解的植被型,而是合并成所謂群系族团(фратрия формаций)。这样的分类方法是索恰瓦第一次在1944年就建議的,后来又由他进行修訂并加以发展。索恰瓦写道:族团所包括的各个群系綱,具有共同的起源,但在外貌上彼此常常具有相当显著的差別。例如,一个族团既包括各个森林群系綱,也包括各个灌从群系綱,又包括各个草本群系綱。这样看来,族团是群落大复合体,这些群落可能彼此有显著差別,以致其中一些群落可

能是森林群落，另一些是草甸群落，第三类是沼泽群落或甚至草原群落，等等。但是，这一切群落都由于在地域上接壤而联系起来，而最主要的是由于具有共同的历史而联系起来，就是說，它們是在漫长的期間內在一起发育成的，是一个在某些时候曾經是較均匀的单一复合体的分化結果。然而，如果任何一个群落虽然处于該族团的各个群落中間，但在其起源上对于該族团來說是异己的、外来的，那末，B. B. 索恰瓦認為这样的群落是另一族团的嵌入体。例如，在以“中国东北族团”各个群系占优势的远东区南部，落叶松林是嵌入較南方“中国东北族团”中的較北方“安加拉族团”的成分。同样，各个地中海群系也常常嵌入中欧植被的一般背景中。因此，索恰瓦 (Сочава, 1957) 指出：“族团是类型学的概念，而不是严格区域性的概念。它无论如何不是地植物学省或地植物学地区的同义語”(第 46 页)。索恰瓦把在起源上接近的各个族团，合并成植被型，但对植被型的理解完全不是象地植物学和植物地理学中通常那样的理解。例如，他把一些植被型命名为“北方植被型”( boreальный тип растительности)、“森林植被型”( неморальный тип растительности)。再往上，他把各个植被型合并成“植被型組”( свита типов растительности)，而把各个植被型組合并成“植被型系”( система типов растительности)，各个植被型系一起形成全地球植被，或植物圈( фитосфера)。地球上共有 3 个植被型系：北方非热带植被型系，热带植被型系，南方非热带植被型系。这些植被型系，按照索恰瓦的說法，具有“完全真实的植物群落学統一性；这种統一性是广义理解的植物区系和生态地理关系的共同性。上述的每一植被型系中所含的各个植物群落的結構，是极其多种多样的；但植被型系比整个植物圈更加具有整体性，虽然植物圈无疑也是一定的植物群落学統一体”(同上书，第43—44 页)。

“北方非热带植被型系”中所含的各个“植被型組”之一，是“北极草本森林植被型組”；在这个植被型組的范围内，B. B. 索恰瓦区分出北方植被型和森林植被型。他又把森林植被型分为 5 个群系族团：中国东北族团，东欧族团，中欧族团，黑海族团，里海族团。

这样看来，在索恰瓦提出的統一植被分类系統方案中，从群丛到群系綱的各个較低单位，完全是根据苏联地植物学学派通常所采用的那些常见的特征来确定的，而从族团起直到更高級，則是根据另一种划分原則，即景观地域原則来确定。这样的系統是可以同意的，但无论如何不能取消（索恰瓦显然是愿意取消）通常所理解的植被型<sup>1)</sup>。草原植被型、草甸植被型、森林植被型等等，应当保留作为单位，以反映各个不同族团中的各个相似群落型(那怕这些族团在地域上彼此是隔离的)的平行“趋同”发生。这一点将是植被单位系統中的“多維性”(многомерность)的表现之一；加姆斯 (Gams)、梅塞尔 (Meusel) 和西欧生态外貌学派其他代表人物多么坚决要求这样的系統，虽然他們并沒有提出实现这一点的具体方法。既然通常所理解的植被型应当保留下来，所以 B. B. 索恰瓦提出作为植被型的那一单位，必須給予另一个名称。可以把它叫做例如族团組，因而划分出北方族团組、森林族团組等等。相应地，植被型組

1) 上述代表會議的某些参加者，例如 A. П. 謝尼闊夫 (Шениксов, 1957)，也反对取消通常所理解的植被型。

最好叫做族团目，而植被型系叫做族团纲。

各个不同的在地域上隔离的族团中的同一植被型的各个群落的趋同发生，是统一植被发育过程的各种极鲜明表现之一。

应当指出，B. B. 索恰瓦的族团相当于我所理解的高級大群聚。他仅仅强调族团由于群落分化而发育，而过低估计相反的过程，即族团借助于吸收而发育；这是稍微片面的。然而，分化和吸收，是统一植被发育过程的两个不可割裂的方面。

## 第九章 不同植物群落的相互影响

每一群落得以形成，都是由于：(1)植物传布体(种子、孢子等等)在該地点的存在，(2)这些传布体萌发条件的存在，(3)植物对环境(其中包括对一起生长)的相互适应。由此可见，在群落形成中，植物从一个地点到另一地点的迁移过程起着很大作用；这些迁移过程是依靠植物传布体的极其多种多样的传布媒介(风、鸟、人、动物、水)而实现的。植物在其迁移道路上遇到許許多多的障碍；不但山脉、海洋以及气候和土壤不利的区域可能成为这样的障碍，而且群落也可能成为这样的障碍。必須考慮到，如果任何植物从地点 A 传布到遙远的地点 B，那末，这种传布有时需要很多年；在这个期間內，传布体在各个居間地点(居間站)順序地发育成成年个体。然而，如果在这些居間地点，沒有使这些植物传布体萌发的环境条件，那末，植物就不可能到达地点 B。如果这些植物不能在某些群落中发育，那末，这样的群落的存在就是环境的不利现象。由此可见，某一群落的种类組成不但决定于該生境的气候条件、土壤条件和生物条件，而且也决定于周围地点的相应条件，其中包括决定于周围的群落。因此，不但一个群落各种植物之間可能发生相互作用，而且不同群落(甚至相隔遙远的群落)的植物之間也可能发生相互作用(当然，这种相互作用常常不是直接的)。这些因素使我們有根据可以把植被的大复合体看作某种大群聚；在这种大群聚中，不但构成該大群聚的各个植物之間，而且各个整个群落之間，也发生着一定的相互作用。可是，群落的相互作用絕不只限于上述的例子。在一个群落进攻另一群落的情形下，这种相互作用表现得較为显著。例如，在苏联平原部分的森林草原帶內所描述的森林进攻草原的现象，在高加索山区內所描述的亚高山草甸进攻森林上緣的现象，以及无数其他类似现象，都属于上述的情形。

虽然这些进攻的基础首先是各个体的相互作用，但是这些进攻也密切决定于群落环境所造成的条件。此外，在很多情形下，一个群落进攻另一群落的过程，不是由植物个别个体来实现的，而是由植物整批个体来实现的；例如，高加索山区內的高加索杜鵑灌丛进攻亚高山樺林的过程，就是这样。杜鵑的匍匐生根的枝，以密集队形向樺林匍匐前进，把森林草本植物和幼树压倒在自己的下面，并立刻在林冠下形成稠密植丛；这种稠密植丛妨碍今后森林更新；这是由于稠密植丛造成非常强烈的遮阴，也由于杜鵑灌丛引起泥炭在土壤中聚积。泥炭之所以聚积，是因为杜鵑灌丛下面的残落物是由革质、腐烂緩慢的杜鵑叶构成的，此外，杜鵑灌丛下面也常常发育着杜鵑的典型伴生种——黑果乌饭树(*Vaccinium myrtillus*)——的稠密层以及苔蘚层。

在高加索山区內有些地方观察到的高草群落进攻森林的过程中，也发生着草本植物由于具有向根状茎两侧迅速繁殖的能力而以密集队形向前移动的现象。

有对抗作用的不同植物群落之間的相互作用，在自然界中显然是非常普遍的。如果群落的基本层是仅仅由一个种构成的，例如在我们緯度地带的很多森林群落中那样，那末，抵抗相邻“侵占”群落的进攻的作用，就表现得較为显著。B. Э. 施米特 (Шмидт)关于純松群对拂子茅植丛进攻的抵抗作用的观察，上面已經举出了。显然，具有最大的这种抵抗作用能力的，恰恰是純丛，就是說，仅仅以某一个种作为基础而构成的植丛。

一个群落为另一群落所演替的过程，当然也可能不是以密集队形进攻的方式而进行，而是以个别个体較逐渐渗透的方式而进行；这一点由于对它们有利的环境变化而变得容易实现。此外，也常常有这样的情形：个别个体从其他群落侵入该群落，并在其中找到对自己繁殖有利的条件，于是以种子繁殖或者更常以营养繁殖的方式形成斑点；这些斑点就为整个群落演替准备条件。И. А. 謝里瓦諾夫和 Н. А. 拉平 (Селиванов и Лапин, 1954) 在彼尔米州的真藓松林中，在南坡上观察到苔藓层为以野青茅 (*Calamagrostis arundinacea*) 和羽状短柄草 (*Brachypodium pinnatum*) 占优势的草本层所演替的各个阶段。这些植物最初在松林的一些較明亮地段上形成从20—30 到 50—80 平方米的斑点。后来，这些斑点逐渐扩大，以致整个群落发生演替，多草松林形成，以代替真藓松林。

瓦特 (Watt, 1955) 在英国的一郡内的一个具有砂质灰化土的旧森林火烧迹地上，研究了蕨丛 (*Pteridietum*) 和帚石南灌丛 (*Callunetum*) 之間的相互关系。在一定条件下，蕨积极地侵入帚石南灌丛。它最初在帚石南灌丛中形成一些孤島 (前哨据点)，后来逐渐郁闭。除了稠密的高大蕨叶抑制了帚石南以外，蕨还造成帚石南不可穿透的残落物层；在残落物层下常常可以发现死的帚石南枝条。蕨比帚石南有利的条件之一，是它的生长速度。蕨借助于匍匐根状茎而移动；按照瓦特的計算，蕨向前移动的平均速度是每年 43 厘米；而帚石南株丛的生长使自己每年平均仅仅移动 36 厘米。不过，该作者附带說明，帚石南經常受到野兔糟踏，这一点使蕨获得胜利。如果没有这个因素，则斗争的結局可能不一样。在蕨丛和帚石南灌丛的其他接触地段上，观察到蕨受到帚石南的暫时抑制，但后来，帚石南重新让位于蕨；在这种情形下，它们的相互关系具有循环相互关系的性质。

В. М. 祖巴列夫 (Зубарев, 1957) 对前乌拉尔地区西部闊叶林亚带北界 (昆古尔-克拉斯諾乌菲姆斯克森林草原島) 的櫟林和云杉林的相互关系，进行了值得注意的观察。在这里，除了櫟林以外，还有云杉櫟群落，即所謂羊角芹云杉櫟林 (*Piceeto-Quercetum aegopodiosum*)；在这些群落中，云杉定居得較迟。櫟的年龄在这些群落中达 100—120 年或更多，云杉的最高年龄是 80 年；而且，这种年龄的云杉树是个别的。15—20 和 40—50 岁龄的云杉占优势。在观测云杉和櫟的野生苗和幼树的时候，曾經发现，虽然在野生苗中櫟占显著优势，但在幼树中，则已經是云杉占显著优势。这样看来，櫟林显然先为云杉櫟林所演替，然后为云杉林所演替。此外，云杉在櫟林中成群定居的时候，从其生命最初几年起，就开始改变土壤，加速土壤的灰化作用，同时造成强烈遮阴；这一点不利于櫟的野生苗。该作者还引述 Л. Ф. 普拉甫津 (Правдин)、

М. И. 薩哈羅夫 (Сахаров)、П. С. 苏普伦(Супрун)等人的研究；根据这些研究，在云杉的覆盖下，土壤强烈结冻，这一点不但导致槲果的死亡，而且导致槲根的死亡。云杉的圆锥状树冠妨碍槲树和其他树种的残落物大量聚积于云杉的林冠下。这一点有利于云杉野生苗，而显然不利于槲的野生苗。该作者还收集了下列的特别值得注意的资料：云杉不但削弱槲的野生苗和幼树的生活活动，而且削弱成年槲树的生活活动。曾经发现，云杉的存在削弱槲的生长。例如，如果说，65岁龄的槲树在羊角芹槲林(没有云杉)中的高度平均几乎达18米，那末，同一年龄的槲树在槲云杉林中的高度勉强达11米。不但生长高度落后，而且树干直径也落后。在羊角芹槲林中，槲树在高度方面出现两次最大生长量，即在15—20岁龄和35—40岁龄；而在羊角芹云杉槲林中只有一次，即大约在30岁龄。

一个群落为相邻或甚至(借助于搬运传布体)稍微远隔的另一群落所演替的任何过程，在本质上是不同群落相互作用的形式之一。既然每一植物群落在任何时刻都处于演替的某一阶段(那怕是最初阶段)，所以显然的，各个群落借助于演替方式的相互作用具有普遍的性质。М. В. 马尔科夫(Марков и др., 1955)很好地表达了这个显然的、但有时仍然为人遗忘的真理：“……每一植物群落都是某一地域内的植被发育中的一定环节”(第33页)。

Г. И. 坦菲里耶夫(Танфильев, 1895, 1900a)早就非常清楚描述过沼泽向外围扩大的现象；这种现象是一些群落进攻另一些群落的特殊情形。沼泽随着周围地段沼泽化而扩大的原因之一，可能是沼泽全部地上植物部分体积的增加以及由苔草、灯心草、羊胡子草和某些其他植物构成的草丘的体积的增加。植物部分和草丘的体积增加，导致大量水分排出，因而导致水分漫到较大的地面，引起本来干燥的边沿地带的沼泽化以及新草丘在这些边沿地带内的出现。可是，坦菲里耶夫(1895)指出，“泥炭沼泽的上述扩大过程进行得非常缓慢和不均匀，这一点决定于对沼泽供水起着影响的每年气象条件。例如，如果泥炭沼泽为河流冲积物或砂丘砂所盖满，或者由于河流而引起沟蚀，那末，泥炭沼泽在有些地方甚至可能完全停止生活”(1953年版，第32—33页)。

如果沼泽与森林接壤，特别是与松林接壤，那末，森林将逐渐沼泽化，并开始憔悴。泥炭中发现松树桩的情形，可以用上述一点来解释。不过，沼泽向外围(边沿)扩大，还可能决定于同草丘和植物部分体积增加没有关系的其他原因。例如，根据坦菲里耶夫的观察，在极北区的云杉林和樺林的边沿，常常出现一些稠密分蘖的草本植物；这些草本植物借助于成束的叶子而有效地收集和保持水分。这些植物是灰白苔草(*Carex canescens*)、须草(*Deschampsia caespitosa*)和波状须草(*D. flexuosa*)等等。后来，由于湿度很高，这些草本植物中很快出现直金发藓(*Polytrichum strictum*)；这种藓覆盖于土壤表面，形成整片的稠密的毡状层。这种藓层具有很大的持水性，为真正沼泽植物(其中包括泥炭藓)的定居造成条件。泥炭层逐渐形成，在泥炭这一不良导热体的保护下，为永冻土造成条件，最后导致树根的死亡。泥炭沼泽推进得越来越远，并占据森林死后的地点。

森林对草甸、草原、谷类作物田地等等的气候性影响(更准确地说,植物气候性影响),也应当列入群落相互作用的情形。这种影响已经由多么广泛运用的护田造林的实践令人信服地证明了。在护田林带相邻的田地上,这种影响表现在该田地生长的作物的单位面积产量的显著提高。在卡门草原的 B. B. 道库恰耶夫中央黑土带耕作研究所中担任首席研究员很多年的 A. B. 克雷洛夫,在其值得注意的《改造的草原》(Крылов, 1949)一书中举出了一些明显的数字,证明森林带对相邻田地单位面积产量的影响。例如,在干旱的 1946 年内,森林带之间的春小麦产量平均是每公顷 10.6 公担,而无森林保护的田地上的产量是 7.6 公担。对于冬小麦来说,这些数字分别是每公顷 16.5 公担和 10.6 公担;燕麦是每公顷 15.7 公担和 7.8 公担。这里必须指出有关无森林保护的田地产量的一切数字,都是指实行草田轮作的情形;而在休闲轮作中,数字更低,就是说,春小麦是每公顷 5.8 公担,冬小麦是 6.6 公担,燕麦是 4.4 公担。在这个干旱的 1946 年内,该研究所在很多试验地段上测定了多年生牧草的产量。结果发现,多年生牧草(禾本科牧草和豆科牧草)在森林带保护下的产量,等于在无林地段上的产量的 4—5 倍。森林带之间的绝对休闲后的夏播苜蓿,提供了最高产量,即每公顷 120—130 公担的青草;而无森林保护的田地上的第 3—4 年利用的多年生牧草,则提供最低产量,仅 15—20 公担。森林带对相邻草甸地段的单位面积产量发生多么强烈的影响。

最近,关于森林对周围天然草本植被的影响的资料,已经积累得越来越多了。A. Д. 福尔萨耶夫(Фурсаев) 和 E. K. 柯赫(Кох)在研究了萨拉托夫-卡麦申的国有林带的植被之后,描述了位于森林边沿的草本群丛生态系列。在这里,如果说,森林地段具有近圆形的轮廓,那末,该森林地段周围的某些草本群聚就绕着该森林地段形成相当正确的同心圈。可是在另一些情形下,这种正确性受到破坏,因为一些植物群聚不但对于与森林的相对位置发生敏锐的反应,而且对于方位也发生敏锐的反应,这一点首先影响到森林边沿的不同积雪程度以及夏季的不同干旱程度。森林本身的不均匀性也起着作用,因为森林可能是由几个森林群丛构成的。在这种情形下,较中生的草原群丛与较中生的森林群丛接邻,等等。

有一些特殊的林缘群落,它们的存在决定于森林植被的接邻。例如,И. М. 克拉舍尼科夫(Крашенинников и Иванова, 1934)描述了西西伯利亚森林草原带小片樺林的边沿的一个以禾本科植物羽状短柄草 (*Brachypodium pinnatum*) 占优势的群丛。这个群丛与小片樺林边沿保持非常密切联系,以致这个群丛的存在在很大程度上决定于树丛的接近(这种情况不但引起部分遮阴,而且引起落叶的布满等等)。这个群聚下的土壤,是核状棱状碱土,有些地方正在脱碱化。在与小片樺林相反的那一侧,有一片羊茅杂类草草甸草原同短柄草群聚接邻;在这片草甸草原之下,也出现类似的土壤。

在中欧的森林群落和草原群落的接触地点,有人描述过典型的“交界地带”或“边缘地带”,这个地带也叫做边缘景观(Kulissenlandschaft)。我们看到,在那里的丘陵和低山的较陡坡上,有些地方仍然以较少为人类破坏的状态保存下来;这是俄罗斯平

原所沒有的。在阿尔卑斯山东部边沿的区域内，这个交界地带是旱生灌木 (*Prunus fruticosa*, *P. nana*, *Amygdalus nana*, *Rosa spinosissima* 等等) 斑点、旱生草本的草原群聚和草甸草原群聚 (*Xerobrometa*, *Seslerieta* 等等) 以及由棉櫟 (*Quercus pubescens*) 构成的灌木状森林之五光十色的复合体。同时，那里也有一些特殊的林缘群聚；它们既含有旱生和中旱生草本植物，也含有构成稀疏低矮林冠的灌木和小乔木。瓦格纳 (Wagner) 曾经以 *Geranieto-Quercetum* 这一名称以及克纳普 (Knapp, 1948) 曾经以 *Dictamno-Sorbetum* 这一名称，描述了这样的群落。不过，按照温德尔贝格 (Wendelberger, 1954) 的看法，更正确的是认为这些群落的基本核心是草本植物，因而把它们列为群丛 *Dictamno-Geranietum sanguinei* (按照布瑙-布朗喀学派对群丛的广泛理解)。在这些林缘群聚的各个最重要特征种中，温德尔贝格举出 *Vincentoxicum officinale*、*Dictamnus albus*、*Geranium sanguineum*、*Peucedanum cervaria*、*Dracocephalum austriacum* 等等。其中既有真正的草原种，例如 *Adonis vernalis*，也有微旱櫟林的种，例如 *Lithospermum purpureo-coeruleum*。在人类影响下，白鲜老鹳草群丛在有些地方扩大自己的面积，有些地方为次生的薊草羊茅群丛 (*Cirsio-Festucetum sulcatae*) 所演替。旱生灌木群落在这里也具有特殊的林缘性质。它们在种类组成上类似于俄罗斯森林草原带的灌木群聚。

任何群落对相邻植被的影响，还决定于该群落所占的地段的大小；这一点本身是因为在过小的地段上，该类型的群落的各种特殊性还不能充分表现出来。

上面已经说过，一些群落对另一些群落的影响，还表现在各个种从一个群落侵入另一群落。个别种的这样侵入，不一定立刻伴随着一个群落演替另一群落；但无论如何，种的侵入导致种类成分的某些变化。

草本的森林种有时侵入位于森林附近的果园内，并在那里找到有利的遮阴条件（特别是在旧的果园内更是如此），就在果园内定居，使果园的草本层接近于森林的草本层。还有这样的情形：草本的森林种甚至进入与森林远隔的果园内。例如，在南高加索的南部，麦格里镇的无林近郊的旧果园内，出现了一些草本的森林种，例如 *Primula macrocalyx*、*Campanula rapunculoides* 等等。这些种可能是沿着其上游穿过森林的山区河流的河谷而进入果园内的。

在位于开闊草原上并与其他森林地段相距很远的人工栽植林或播种林中，虽然树冠造成显著的遮阴，但有时完全沒有草本的森林种。这一点可以这样解释：森林草种根本无从进入这里。我曾经观察到至少 50 岁龄的这样的森林地段，例如在查波罗什州瓦西里耶夫卡村附近的雷萨雅山上，在羊茅针茅草原带内。

在这样的森林地段上，应当实行加播森林草种；这样将有助于森林土壤形成过程的较正常进行以及改良乔木的生长状况。这些问题需要实验研究，但显然，不应当加以过低估。

Л. Г. 拉孟斯基 (Раменский, 1938) 把缺乏某些次要植物 (由于它们无从进入) 的那些群落，叫作非个体饱和的群落 (неполночленное сообщество)。拉孟斯基举出了草原带的旧撂荒地的群落 (它们在种类组成上比生荒地较为贫乏)，来作为例子。在

这样的撂荒地上,羊茅和落草有时占优势,但长期缺乏針茅。植物种从其他群落进入某一群落中的困难,可能不仅是由于附近沒有传布体来源。还有这样的情形:某一群落的結構本身使得外来植物很难进入該群落。这样的群落通常叫作郁閉的(закрытый)或密閉的(замкнутый),以区别于开放的(открытый)或非密閉的(незамкнутый)。群落的密閉性既决定于构成該群落的各种植物的竞争阻力,也决定于那些对外来植物不适合的特殊的群落內部环境条件,即通常所說的植物环境(фитосреда)条件。当然,某一群落的密閉性是相对的。在土壤气候条件发生一定变化的时候,这种密閉性可能受到破坏。当某些在該条件下表现为竞争力强的迅速传布的植物种,被搬运到周围地点的时候,这种密閉性也可能受到破坏。B. A. 贝科夫(Быков, 1957)在其《地植物学》\*一书中举出了下列各种作为例子: 昌蒲(*Acorus calamus*),容易进入苏联欧洲部分的草甸沼泽群落; 滨菊(*Leucanthemum vulgare*),其种子偶然运入格鲁吉亚,并在几年内就根本改变波尔查林区的草甸群落,等等。

可以提到每两个相邻群落的相互密閉度,同样,也可以提到它们的相互开放度。阴暗的云杉林或冷杉林和接邻的林隙地草甸,在很大程度上是相互密閉的群落。草甸植物只能够在非常有限的程度上进入这样的森林,而且不超过狭窄的林緣地帶。这一点决定于阴暗針叶林内部的整个群落学环境(其中包括植物气候环境)的巨大特殊性。另一方面,阴暗的云杉林或冷杉林的种也不能够进入典型的草甸群聚,因为它們在那里沒有找到对自己适合的植物气候条件和土壤条件;此外,生草丛通常也妨碍这些种的进入,因为无论阴暗森林的云杉或冷杉本身以及它們的伴生种都不能适应于与生草丛相处。两个不同群落的相互密閉性,导致一个群落演替另一个群落的过程很难发生。要实现这样的演替,必須先使其中一个群落受到强烈的破坏,使它們的結構发生不協調;只有在这时候,相邻群落才可能进攻它。高加索山区内的高位山地云杉冷杉林以及从上面与它們接邻的亚高山草本植被,就出现这样的情况。只有在阴暗針叶林由于土壤条件不利变化的結果而停止更新以及由于风倒和齿小蠹虫侵袭而大大稀疏之后,亚高山草本植被才开始进攻阴暗針叶林。

阿尔卑斯山、喀尔巴阡山、高加索和某些其他山地区域的云杉林和山毛櫟林,可以作为两个相邻群落的頗为显著相互开放性的例子。这些森林之間較容易实现种的交换。此外,云杉本身在山毛櫟覆盖下有时很好地进行更新,而山毛櫟在云杉覆盖下也是如此。如果没有气候的影响以及土壤形成过程一定方向性的影响,那末,这两个森林群落之間有时可能发生相互演替。这种情况有时也可以观察到;这时,云杉由于自己对土壤的特殊影响,而造成对本身較不利而对山毛櫟較有利的条件,相反地,山毛櫟則造成对云杉較有利的条件。可是,只有在气候无论对云杉和对山毛櫟都同等有利的地区内,才有这样的对等条件。然而,更常出现下面的情况: 山毛櫟林在山区內是在自己的上界与云杉林接触,在这里,气候对云杉比对山毛櫟更为有利。另一方面,例如在喀尔巴阡山,在山毛櫟林的上界,山毛櫟林的土壤逐渐地发生强烈灰化,腐殖质具有酸性粗腐殖质的特点。这一点对山毛櫟发生不利的作用,而云杉則容易容

\* B. A. 贝科夫著(傅子献譯):《地植物学》,科学出版社,1957年。下同。——譯者注

忍土壤的这样变化。結果，在喀爾巴阡山，山毛櫟林的上界逐漸下降，云杉林的下界逐漸加寬。

砂質、砾質和鹽漬的濱海帶的植被一方，以及沙漠和石漠的植被另一方，也是群落的頗為顯著相互開放性的鮮明例子。在濱海帶與荒漠直接接鄰的地方，例如在里海沿岸，但較為典型的是在地中海和南美洲，可以觀察到荒漠和濱海帶的植被之間的逐漸相互過渡。例如，在南美洲，象日中花屬(*Mesembryanthemum*)那樣的屬的典型荒漠種，進入濱海帶的深處，直到海邊；在那裡，它們與濱海鹽生植物一起生長。M. M. 伊里因(Ильин, 1947)對地球的濱海帶和荒漠的植物區系的相互關係，作了非常值得注意的研究。他根據詳盡的植物區系發生學分析，作出結論：濱海帶是這樣一種區域，在這裡，在與相鄰荒漠經常相互作用的過程中，產生了古老的、同時對濱海帶和對荒漠都是特殊的植物科。這裡所指的是番杏科(Aizoaceae)、瓣鱗花科(Frankeniaceae)、蒺藜科(Zygophyllaceae)和某些其他科。此外，正象伊里因所說的，濱海帶也是這樣一種區域，在這裡，森林植物種、草甸植物種和其他種不論過去和現在都改造成適應於在荒漠和其他旱生群落中生活的種。最後，按照伊里因的意見，“濱海帶無論過去和現在都是濱海帶-荒漠成分的遷移的強有力運輸線；這樣的遷移導致旱生植物區系(甚至在遙遠的荒漠區域內)的相互交換”(第266頁)。在荒漠和濱海帶的例子中，我們看到，各個群落的密切相互作用不但對於局部演替，而且對於群落的整個歷史以及甚至群落演化，都具有何等巨大的意義。

在乾燥的山地區域內，例如在南高加索的南部，石質山坡的所謂佛利干那狀植被(Фриганоидная растительность)是與山區河流漂砾石砾質河岸植被在某種程度上相互開放的。例如，我曾經在麥格里(亞美尼亞共和國極南部)觀察到上述情況。在這裡，佛利干那群落的植物，例如舍氏水蘇(*Stachys schtschegleevi*)、高麻黃(*Ephedra procera*)、小花假荆芥(*Nepeta micrantha*)，進入河旁的漂砾石砾質運積物，在那裡有時與木賊那樣的喜濕植物一起生長。另一方面，河旁石砾的種也進入佛利干那群落所佔據的山坡。例如，剛毛粉苞苣(*Chondrilla acantholepis*)和幾種拷新菊(*Cousinia*)就是這樣的種。隨著山區河流河床的加深，漂砾石砾質階地的上部逐漸超出泛濫帶以外；這裡的植被就具有佛利干那群落的特徵。這樣看來，在這裡，種的相互進入也為演替準備條件。可是，由於主導因素——河床加深——的片面性，這裡的演替不是具有相互的性質，而是具有單方面的性質。

在兩個或更多在生態上不同的群落的接觸地帶內，特別是當這些群落在頗大程度上是相互開放的群落的時候，各個在生態上或多或少不同的種常常一起生長。在一些情形下，這樣的種只形成短期的不穩定的組合，例如與木賊一起生長的佛利干那群落的種。然而，在另一些情形下，即如果生態差異不很大，那末，常常產生充分穩定的居間群落型；這些群落型有時甚至是成型的，而不是短期的。例如，在伊梅列季亞(格魯吉亞的科耳希達省的東部)，我發現(Ярошенко, 1939)腐殖質碳酸鈣土壤上的櫟林和酸性灰化紅壤上的櫟林。腐殖質碳酸鈣土壤的櫟林是由格魯吉亞櫟(*Quercus iberica*)構成的；而這些櫟林的下木的特徵種是歐女貞(*Ligustrum vulga-*

re)。在灰化紅壤性土壤的櫟林中，占优势的通常是伊梅列季亞櫟 (*Quercus imeretina*)；而在下木中，欧女貞让位于醉杜鵑 (*Rhododendron flavum*)。在居間地帶內，发育着过渡型的紅壤性的、有时是弱碳酸鈣的土壤。植被也具有居間的性质；那里既出現含醉杜鵑的由格魯吉亞櫟构成的櫟林，也出現含欧女貞的由伊梅列季亞櫟构成的櫟林。

植物群落在空間上的邊界的問題，与各个群落之間相互作用的問題具有直接的关系。在較新的著作中，可以举出 A. A. 尼岑科(Ніценко, 1948)的論文《植物群丛在自然界中的邊界的問題》。該作者指出了对这个問題的两种观点。例如，B. H. 苏卡乔夫、Л. Г. 拉孟斯基(在其較早期著作中)以及外国的基林 (Kylin) 和万戈林 (Van Goerin)，都认为，两个植物群落之間的空間过渡通常都是逐漸的。另一些科学家，即裴-利耶 (Du-Rietz)、庫雅拉 (Куяла)、卡扬德尔 (Cajander) 以及后来部分地还有 Л. Г. 拉孟斯基，則相反地，认为各个群丛之間的邊界总是比生境的邊界較为显著，并且用植物种間競爭来解释这一点。尼岑科根据他所研究的几个具体例子，指出，两个植物群落之間的邊界，通常显然既不是显著的，也不是逐漸的，而是具有“鑲嵌島狀的” (мозаично-островная)的特征。可是，研究家們常常沒有发现这一点，因为他們沒有对居間地帶进行充分詳細的观测。我們附带提一下，这类过渡地帶的研究，应当借助于闡明該地帶所固有的居間群丛，也应当借助于闡明更加密切相互作用的各种小群聚和小复合体。

B. A. 贝科夫 (1957)在其《地植物学》中非常重視植物群落的邊界。他把植物群落的邊界区分为：(甲)显著邊界 (резкая граница)，(乙)鑲嵌邊界 (мозаичная граница)，(丙)补綴邊界 (камечатая граница)，(丁)扩散邊界 (диффузная граница)。植物群落的显著邊界可以在环境条件显著更替时特別清楚地观察到。例如，在外伊犁阿拉套山脉的山坡上，由雪岭云杉 (*Picea Schrenkiana*)构成的森林与針茅草原之間的邊界非常显著，因为这条邊界沿着尖銳的山脊延伸；这些山脊把东北向的中坡地 (有云杉林)和西南向的中坡地 (有草原)分开。

鑲嵌邊界 (按照尼岑科的叫法是鑲嵌島狀邊界) 非常常见，例如在小灌木苔蘚蕪原和森林的接触地点。补綴邊界的特征是那里有一条由一个或几个居間群落构成的地帶 (邊緣地帶)。尼岑科描述了喇叭茶沼澤 (含 *Ledum palustre*) 和帚石南灌丛 (含 *Calluna vulgaris*) 之間的这样的邊界。在交界地帶內，发育着几个較窄的帶；这些窄帶內出現不同的居間群落，即有时所謂接触点群落 (контактное сообщество)。例如，都食 (*Vaccinium uliginosum*) 植丛是其中的群落之一。至于扩散邊界，則贝科夫指出，草原群落和草甸群落具有这样的邊界，但沒有举出具体例子。显然，群落的扩散邊界，仅仅是具有原始結構而沒有在任何程度上表现的小群聚的各个群落的接触地点上特有的。例如，芦葦丛和香蒲丛或者芦葦丛和苔草丛的接触点，就具有这样的邊界。然而，在草甸和草原的接触地点，邊界通常呈现草原小群聚和草甸小群聚的鑲嵌。

当然，各个群落之間的邊界的某种特征，是群落間相互作用的結果；而另一方面，

边界特征本身也影响到群落相互作用。例如，云杉林和草原之間的那条沿着山脊延伸的显著边界，使这些群落相互影响大大困难。而在镶嵌边界，特别是在扩散边界的情形下，群落之間显然可能发生最大的影响。

相邻的群落之間以及有时在地域上隔离的群落之間的相互联系，在頗大程度上借助于动物来实现，特別是借助于鼠类和其他啮齿类、鸟类以及昆虫来实现。有一些动物在一昼夜間完成了从一个群落到另一群落的有规律的迁移。H. A. 謝維爾錯夫(Северцов)在早在1855年就出版的著作《1844—1853年观察的沃罗涅日州的兽类、鸟类和爬虫类的生活中的周期性现象》中，描写过一些鸟类的“有規則的昼夜迁移”；它們在早晨和晚上逗留在森林边沿，而中午則逗留在森林深处。B. H. 贝克列米舍夫(Беклемишев, 1934)詳細描述了无脊椎动物在群落复合体中的昼夜迁移。这些迁移的原因首先在于构成該复合体的各个群落的小气候差异。同时，捕食性动物也不得不追随这些作为自己食物的动物而迁移。动物除了昼夜迁移以外，还有季节性迁移；候鸟迁移以及某些鱼类从河中到海中和从海中回到河中的成群回游，首先就属于这一类。与当年天气条件有关或与某些乔木树种的种子年(这些树种的种子是迁移动物的食物)有关的迁移(鼠类、松鼠、鸟类)，也是极其常见的。在这一切迁移中，动物維持着各个植物群丛、群系或植被型之間的一定联系。这些联系的維持首先是借助于搬运种子和孢子的方式而实现的，但也借助于其他方式而实现，例如，它們主要以在各个不同群落中生长的一定植物种为食物，或者它們与其他动物构成“食物鏈”(цепь питания)，等等。应当記得，植物群落不能脱离生物群落而单独存在；所謂生物群落，应当理解成由于与环境相互作用并通过环境而彼此間相互作用而联合起来的并占据着一定地面的一切生物之复杂总体。此外，必須經常注意到，植物群落不是各个植物的简单总和，而是具有很多特殊性质的复杂的植物組合。在演化过程中形成的植物总体，产生了一些新性质：植物气候，整群移动的能力，群落对植物迁移的影响，等等。

群落相互影响的研究，是地植物学中的极其令人感兴趣的一章，将来具有很大的前途。不言而喻的，群落相互影响的研究应当与土壤气候条件的观测一起进行。研究表明，两个或更多的不同群落的某种相互作用的結局，最后总是由土壤气候条件来解决。例如，在高加索山区內，杜鵑灌丛仅仅在森林上緣的土壤气候条件下强烈进攻森林；高草群落也是这样。在另一些土壤气候条件下，这些群落的“侵占”性完全消失，在高草群落中就观察到这一点(杜鵑灌丛在森林上緣之下根本不存在)；高草群落可能在某处以舌头的形状伸入森林带的中部，但它在那里不但不排挤森林，而且本身常常在森林的攻击下消失。最后，我們看到，群落的相互关系不但作为影响现代群落演替的因素而起着作用，而且还具有更一般的意义，因为它們对植被演化过程发生影响。在新的年青群落型在各个群落接触地点上形成的过程中(这些相接触的群落甚至是极不相似的，属于不同植被类型的)，上述的影响表现得极为显著。

B. P. 威廉斯举出了甚至在地域上不相邻的各个植物群落的相互作用的例子。他举出的关于森林和沼泽对河流水分状况、因而也对河漫滩草甸植被演替发生影响的

資料,是特別值得注意的。威廉斯指出,沼澤在河流流域內的分布对河流水分状况的影响,在一般特征上与森林的分布的影响一样。正象充分吸收水分、使水分不致流失的森林残落物那样,沼澤的不平坦和疏松的表面也同样阻止水分的迅速流失;此外,沼澤泥炭內部也造成水分停滞的条件。因此,如果河流流域有森林或有大片沼澤,那末,河流的春季洪水就流得不急速,而河水的涨落也发生得极其逐渐。在这些条件下,大量的粘粒連同混杂的腐殖质和排泄物,将来得及沉积在中央河漫滩上,而砂粒和粉粒則在这时候以前就沉积在近河床部分。富有有机胶体的中央河漫滩粘质沉积物,具有小团粒結構。所謂粒状河漫滩就形成了;这种河漫滩的基质处于良好的通气条件下,并迅速地布滿根状茎禾本科植物。这样的草甸的土壤含有很多容易为植物所吸收的盐类,而且这些盐类的数量每年将在泛滥时恢复。

可是,当河流流域一旦丧失其森林植被时,洪水进入中央河漫滩区域內的情形就大大改变。急速的泛滥使河水涨到砂丘区域,砂丘区域开始发生沟蝕。冲洗掉的砂粒将沉积在河漫滩的丘状砂地区域內,而在谷道附近,即在谷道两边,就沉积成粉质冲积物长丘。粉粒沉积成紧实的无结构的层,把植被埋沒了;这些植被要很久才能穿透这个无结构层。河水带来的植物种子就在这段时间內萌发;河漫滩于是布滿杂类草幼苗。威廉斯說道,这样的河漫滩叫作成层河漫滩,因为它的基质是由一些非常显著的平行的粉质层构成的,这些粉质层又为一些居間层所隔开,居間层是在嫌气条件下保存下来的埋沒生草层的有机物质。成层河漫滩上的养分状况非常不良,因为迅速退落的水只能把較少的有机物质沉积下来。此外,粉粒形成紧实而潮湿的层,这个层只具有毛管孔隙;这一点导致嫌气条件在这个层內占优势。由于这一切,在这样的河漫滩上大量分布的,将是菌根营养植物,其中包括柳、杨、山杨和櫟那样的形成稀疏树丛的乔木。此外,成层河漫滩的一个特征是豆科植物的大量分布;这些豆科植物包括草本植物 (*Medicago falcata*, *Lathyrus pratensis*, *Melilotus* 属、*Trifolium* 属的各个种,等等), 也包括木本植物 (*Genista tinctoria*, *Cytisus biflorus*, *Ononis spinosa*)。这里的禾本科植物也不少。当然,在成层河漫滩条件下,植被演替并不象在粒状河漫滩上那样。这一切再一次証实了河流流域的森林对河漫滩草甸植被的影响。

I. A. 季托夫特別致力于相邻植物群落相互关系的研究;他早在 1912 年就开始这些研究,并把研究結果总结在他的著作《植物群落和环境条件的相互作用》(ТИТОВ, 1952)中。季托夫非常注意下面这样的問題,例如,关于一个群落通过土壤变化而对另一群落的影响的問題(土壤变化反映在冲积物或坡积物的特征上,反映在径流的組成上,等等)。

他提出的地质植物系統(георастительная система)这一术语,是指植物群落及其在地质集水盆地中的发育条件的总体。在上述一书中,季托夫以具体的例子討論荒漠带、草原带和森林草甸带內的现代地质植物系統的发育,并且确定,每一地质植物系統在其发育中都要经历“演化阶段”(фаза эволюции)和“破坏性改造阶段”(фаза деструктивного преобразования)。在后一阶段中,氮和灰分这一因素的重新分配和平均化是主导过程;这一点引起“整个地质植物系統的根本改造,引起它的地质基础

以及它的现代和将来植被的生活条件和营养条件的改造”(第 253 页)。季托夫說道，在研究这些过程时，也可以預見該系統改造的今后进程。例如，在“奧尔沙苔蘚”(加里宁州)这一地质植物系統中发生着湖泊向相邻泥炭沼泽进攻的过程。泥炭沼泽受到湖水的破坏，而这一点本身又导致从湖泊中产生更加流畅的河流。这两种情况必然导致一些湖泊水位的大大降低，并导致另一些位于地形相对隆起部位的湖泊(例如斯維特洛耶湖、舒奇耶湖、柯贝尔斯科耶湖)的完全干涸。从湖中流出的水，把錐状冲积物和錐状坡积物沉积在湖盆中，泥炭沼泽排水加强；这一点連同泥炭沟蝕一起引起沼泽植被为森林草甸群落及灌木草甸群落所演替的过程。在哈薩克斯坦的草原带和森林草原带內，季托夫划分出两个类型的地质植物系統；这两个类型就其演化特征來說是不同的；它們是盐类聚积系統和腐殖质聚积系統(在其中有沼泽的情形下則是泥炭聚积系統)，后者同时也是潤湿系統。盐类聚积系統在哈薩克斯坦南部地区內占优势；而腐殖质聚积系統則在哈薩克斯坦的草原带和森林草原带的北部地区內是典型的。

盐类在第一类型的系統中的非生物学和生物学的累进聚积，首先是在这些系統的較低部分发生的；它引起盐土形成和植物群落死亡。在第二类型的地质植物系統中，则发生完全不同的过程。

现代地质植物系統的研究，不但使我們能够預見这些系統进一步演化的进程，而且使我們能够判断这些系統在过去地质时期內的发育。季托夫在他的著作的最后几章中专门討論这个值得注意的問題，并在最后提到地质植物系統在冰川期和間冰期的各种过程的循环相互作用中的問題。

季托夫的著作极其符合于 B. P. 威廉斯的方向(統一土壤形成过程)和 B. I. 維尔納茨基的方向(生物圈的地球化学論据，或生物地球化学)。

可是，尽管季托夫的工作具有很大的理論意义，但这些工作也有重大缺点。季托夫片面強調“地质集水盆地”在植被发育中的作用，过低評价各个植物群落相互作用的很多其他方面。因此，大复合体、植物景观等等那样真实存在的植被区域单位弃置一旁，而这些单位的研究的重要性并不亚于地质植物系統的研究。

不同植物群落之間(特別是当它們非常近邻时)的相互联系的存在，导致下面一种想法：在本质上，各个植物群落的任何空間組合(如果是植物群落的复合体、大复合体、植物景观、带等等)，都是某种統一体；在这种意义上，可以把它看作植物大群聚。我曾經研究高加索高位山地草甸的各个小群丛，发现小群聚——中群聚——大群聚这样的植被空間单位(分布学单位)等級，并在 1931 年提出了植物大群聚的概念。通常理解的植物群落是中群聚(小群聚复合体)，而本身是植物群落复合体(大群聚)中的一个組成部分。

大群聚不純粹是各个彼此接触的植物群落的集合体，而是某种統一体；这样的观念符合于 P. I. 阿波林(Аболин)关于“漸成”(эпигенема)、B. I. 維尔納茨基(Вернадский)关于“生物圈”(биосфера)和 E. M. 拉甫連科(Лавренко)关于“植物地理圈”(фитогеосфера)的观念。在这一方面，我很奇怪拉甫連科(Лавренко, 1959)不同意我的植物大群聚的概念。拉甫連科在提到我的一部著作时，指出我举出森林草原作为

較大的大群聚的例子。他写道：“在这里，植物群落結構部分（“小群聚”）和植物群落組合（“大群聚”）或甚至植物群落組合的組合（“特大群聚”）之間，产生了显然的混淆不清”（第 31 页）。可是，实际上，这里沒有任何混淆不清，而是把一个植物群落內部的小镶嵌和由不同植物群落构成的大镶嵌进行比較。

既然采用群丛作为植物群落类型学单位，采用小群丛作为小群聚类型学单位，所以当然可以把大群聚类型学单位叫作大群丛。可是，有些科学家也认为这种想法是不可理解的。例如，A. B. 庫米諾娃（Куминова, 1959）毫无根据地认为我不是把大群丛理解为大群聚型，而是把它理解为某种特殊的、不知为什么說是山区所特有的較大的群丛。

法国植物学家郭松（Gaussien, 1954）論証了复群体的概念，提出了与我所发展的大群聚概念无关但类似的想法。复群体（сипеция）是某水平一帶（或某一垂直带）的植被的一个发育期；它是一个复合单位。例如，草甸、欧石南灌丛和山毛櫟林的复合体，是一个复群体，它可以作为一个完整复合体而繪在地植物学图上<sup>1)</sup>。不应当把复群体（大群聚）与 B. B. 索恰瓦所理解的族团（фратрия）混淆起来，因为任何一定族团的各个植物群落未必处于一个大复合体或植物景观中，它們也可能分散地出现。例如，索恰瓦列入所謂安加拉族团的落叶松林，也出现于远东区南部的中国东北族团各个群落中間。但是，一个族团只包括同一演化根的各个群落，就是說，这些群落首先是在植物区系发生上近亲的；而一个大群聚則包括在地域上相邻的各个群落，而不管这些群落在植物区系发生上的近亲性或远緣性。例如，科尔希达东部的闊叶多树种森林的残存地段中間的須芒草草原斑点，連同这些森林地段一起形成一个大群聚，但它們属于不同的族团。然而，同一个須芒草草原的斑点連同南高加索东部的檜林和由朴及黃連木构成的旱生疏林的残存地段一起，不但形成一个大群聚，而且是一个族团。在后一情形下，大群聚和族团是吻合的。

1) 可以在 E. M. 拉甫連科（Лавренко, 1955 a）的論文中用俄文讀到郭松的观点。

## 第十章 植物群聚的地域分布规律

各个不同植被类型在地球表面的分布规律,自古以来就引起了科学家們的兴趣;在公元前四世紀的古希腊科学家提奥夫剌斯塔 (Theophrastus) 的著作《植物的研究》中,我們就可以找到关于不同地点(例如在平原上和在山区高处,在地中海区域和在热带)的植被差异的报导。亚历山大·马其頓的远征促进了这些資料的积累。在中世紀时期內和近代最初几百年內,植物地理学的知識湮沒无聞,直到十八世紀才开始重新苏醒。在这时候,我們可以在 M. B. 罗蒙諾索夫(Ломоносов)的著作中找到了关于植被的地理分布的个别意见;他是描述冻原植被某些特点的第一个人,这些特点使我們能够把冻原与温暖气候的沼泽区分开来。俄国的 II. C. 帕拉斯 (Паллас) 院士、И. Г. 格梅林(Гмелин)院士以及格梅林的学生 С. II. 克拉舍宁尼科夫 (Крашенинников),都为植被地理学作了很大貢献;克拉舍宁尼科夫发表了著名的著作《堪察加土地描述》(1755),其中一章专门討論植物界及其地理分布规律。

在法国植物学家杜內佛 (Tournefort)、瑞典自然科学家林奈 (Linné) 和某些其他科学家的著作中, 也可以找到关于个别植物和植被的地理分布的报导。德国植物学家維尔德諾夫 (Willdenow) 在 1792 年出版的《草学原理》中, 对植被地理学的任务作出頗为明确的提法。洪保德 (Humboldt) 的著作《植物地理学概念》在 1805 年出版 (最初是用法文写的);从这本著作出版时起,植被地理学作为一门单独学科的发展就树立了开端。

地植物学在十九世紀六十年代开始脱离植被地理学, 从那时候起就走上广闊的独立的道路。可是, 这决不是意味着, 随着时间的演进, 地植物学的任务与植被地理学的任务越来越疏远, 这两个部门之間的接触越来越少。的确, 某些科学家对地植物学的理解具有这样的倾向。现在也有人嘗試把“植物地理学” (география растений) 和“植被地理学” (ботаническая география) 区分开来, 把前者仅仅理解为关于种的地理分布的学說, 而把后者理解为植物群落地理分布学說。然而, 这样的区分完全是人为的, 因为在自然界中, 种不存在于植物群落之外, 而群落是由种构成的。

地植物学在俄国的发展, 从十九世紀六十年代起, 就以研究种的問題和植被的問題的密切联系为特征;这种处理方法当然是唯一正确的。此外, 甚至任何个别小对象(例如任何一个群丛) 的地植物学研究, 都不应当具有极其局限的描述的性质。科学家还应当注意下列这样的問題: 群丛的地理分布, 它对某一地带的适宜性, 与它近亲的其他群丛, 某一群丛和另一群丛在一个大群聚中的复合性, 以及很多其他問題。植被的較大复合体(植物景观、帶)的研究本身, 也是地植物学的对象。由于这一切, 植被的地域分布规律的研究, 对于地植物学來說, 显然是极其重要的。

## 第一节 植被的水平带和垂直带

很早就已經发现，地球的植被是按照从北到南或从南到北一个接一个順序排列的各个緯度地帶而分布着。在欧亚大陆上，可以区分出从北方起順序排列的下列植被带：(1)寒荒漠(北极荒漠)带，(2)冻原带，(3)針叶林带，(4)落叶林带，(5)草原带，(6)荒漠带，(7)亚热带森林带，(8)热带森林带。除了这些基本带以外，还有一些过渡带：森林冻原带，森林草原带，半荒漠带。

可以提到植被带，也可以提到整个自然带；而且，应当认为(虽然不是一切地理学家都同意这一点)，植被带和整个自然带必然是吻合的。只有在一帶到另一帶的过渡地点，不吻合的成分才可能在某种程度上表现出来，因为正象 Ф. И. 米里科夫(Мильтков, 1956)正确指出的，各帶的边界不可能是一条綫。

洪保德早就提出了关于存在着植被带和气候带的想法；可是，关于整个自然界的地帶性的观念，是 B. B. 道庫恰耶夫(Докучаев)首次深刻和全面論証的。道庫恰耶夫把每一帶看作生物界和非生物界的一切因素的相互作用的結果；同时，他首次拟定了关于地帶作为历史形成現象的概念。

道庫恰耶夫(Докучаев, 1898)在《論一切土壤带及其中的垂直带》这一論文中，写道：土壤带同时也是自然带，它表现了气候、土壤、动物有机体和植物有机体的极其密切的发生学联系。

除了緯度方向(北↔南)的植被变化以外，經度方向(西↔东)的植被变化也是大家知道的；而且，經度方向的变化首先是与海洋相距远近程度有关的。

布罗克曼-耶罗什(Brockmann-Jerosch)和留贝尔(Rübel)，編制了所謂理想大陆上的植被分布图解(图 25)。这个图解反映植被由于温度状况和湿度状况的变化而引起的有规律的空間变化。这个图解是以海洋仅仅位于理想大陆以西的假想条件为基础的；因此，气候的大陆性总是随着由西向东的方向而增加。可是，实际上，在任何一个大陆上都沒有观察到这一点，因为海洋总是在大陆的东西两方，最强大陆性的区域因而延伸到大陆的最内部。根据这一点，A. II. 謝尼闊夫(Шенников, 1950)拟定了欧亚大陆上的植被类型分布图解；这个图解較符合于事物的真实情况(图 26)。我們看到，在謝尼闊夫图解上，海洋性針叶林是在欧亚大陆的西北部，也是在东北部，落叶林在西部和东部，而“干荒漠”则位于大陆的中部和西部，完全不出现于东部。在同一个图解上，也显示了各个緯度带；而且，可以看到草原带在欧亚大陆上仅仅在中部表现出来。森林草原带也不是扩展到整个大陆，而落叶林带则不出现于西伯利亚。这一切差异是与經度方向的气候变化有关的。在这一方面，在自然地理学中把地球划分为一些大的区域(страна 或 область)，每一区域都包括自己的几个緯度带。因此，在描述某一自然带时，如果不指出这一自然带属于哪一自然地理区域，那末，这样的描述将是不充分的。例如，Ф. И. 米里科夫(Мильтков, 1956)提出了自然带或地理带的下列定义：“带是地理区域的沿着緯度方向延伸的一部分，这一部分的特点是热量和水分的一定組合，一个土类和一个植被型占优势，或者几个土类和几个植被型以特殊

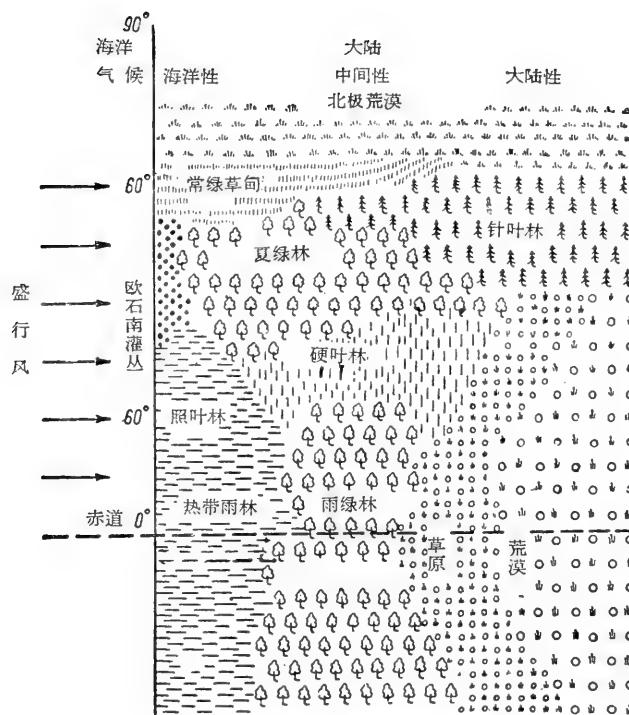


图 25 理想大陆上的植被分布图解  
(引自 Brockmann-Jerosch, 转引自 Шенников, 1950)

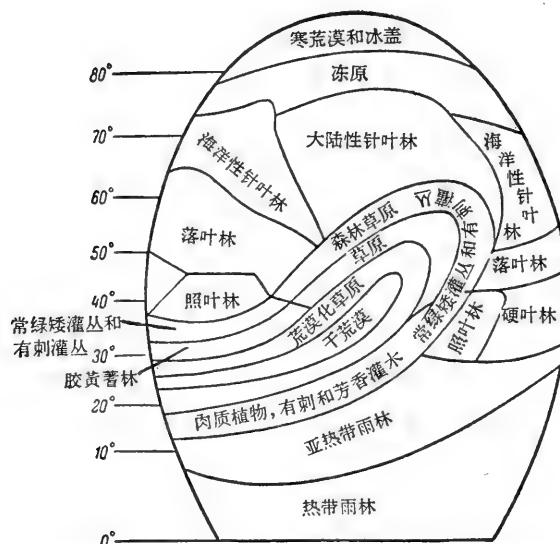


图26 欧亚大陆上从赤道到北极的植被类型分布图解  
(引自Шенников, 1950)

的方式結合起来”(第49—50页)。至于自然地理区域,則可以用下列各区作为例子:东欧区域,西西伯利亚区域,东西伯利亚区域,远东区域,等等。所謂地理区域(自然地理区),按照Φ. H. 米里科夫的意见,必須理解为一个大的地域,这个地域的特点是一定的地质构造,一定的大气候,各个緯度带和垂直带的一定組合和一定表现程度。

地帶性在地球的一切平原上都表现出来。它也在山区內表现出来,但山区的(垂直的)带常常叫作垂直带,以区别于平原的水平带。例如,在南高加索东部,如果从里海上升到主山脉的頂峰,则大多可以看到下列的植被垂直带:(1)从海面到海拔180—200米是荒漠带;(2)从180—200到500—600米是半荒漠、草原和旱生疏林带;(3)从500—600到1,100—1,200米是以格魯吉亚櫟(*Quercus iberica*)占优势的森林带;(4)从1,100—1,200到1,800—1,900米是山毛櫟林带(由*Fagus orientalis*构成);(5)从1,900到2,400米是以大药櫟(*Quercus macranthera*)占优势的高位山地森林带,有些地方还混有櫟、高山槭(*Acer traubvetteri*)和某些其他树种,在林隙地上则是亚高山草甸;(6)从2,400到3,200米是高山草本植被带;(7)从3,200到4,200米是“高位山地荒漠”带,或亚雪带;最后,在山岭聳立更高的地点,则还有(8)恒雪带,或雪带。各个垂直带的上述海拔高度界限是极其典型的,然而这些界限常常由于某些局部原因而向上或向下稍微移位。

当然,垂直地帶性的特点永远决定于緯度地帶性,也决定于与海洋的相对位置。洪保德早就注意到这一点;他在其《植物地理学概念》中,举出了垂直地帶性的各个不同类型。最近,II. C. 马克耶夫(Макеев, 1954)作了深入研究这个問題的嘗試;他的緯度自然带系統的图解也考慮到垂直地帶性表现的地点。马克耶夫以世界地图作为編制这个图解的基础。同时,他还注意到海流(暖流、寒流、变温流)的显著影响。马克耶夫強調指出,海洋气候(名副其实的海洋气候)并不出现于每一海(洋)岸,而仅仅出现于暖流經過的地方。至于寒流經過的海岸,则这里的气候与大陆性气候沒有什么差別。根据这一点,马克耶夫提出了理想大陆上的各个自然水平带相互关系的新图解(图27);此外,他还提出两个非常值得注意的图解:(1)海洋性自然水平带之上的垂直带系統的理想图解,(2)大陆性自然水平带之上的垂直带系統的理想图解(图28和29)。应当把马克耶夫的工作看作是自然水平地帶性和垂直地帶性在其相互联系中的规律的研究工作中前进的一步。可是,不能同意他把寒流經過的那些海岸的气候几乎完全比拟作大陆性气候。从苏联远东区沿海边区的例子中,可以看到上述一点是不可能的。虽然日本海的寒流經過这里的海岸,但沿海边区沿岸部分的气候无论如何不能叫作名副其实的大陆性气候。固然,那里的冬季干燥而寒冷,但夏季却多雨而潮湿,边区的大部分沒有出现夏季干旱。这是一种特殊气候,它既不同于海洋性气候的很多类型,也更加不同于典型大陆性气候的一切变种。

从马克耶夫的各个图解上可以看到,在大陆性气候的条件下,每一自然垂直带所处的高度,都比在海洋性气候条件下与它类似的那一垂直带所处的高度高些。某些科学家从前也研究过这样的规律。例如, P. A. 叶列涅夫斯基(Еленевский, 1938, 1940)追溯了从高加索到阿尔泰山和帕米尔的植被垂直地帶性,并发现,随着气候的

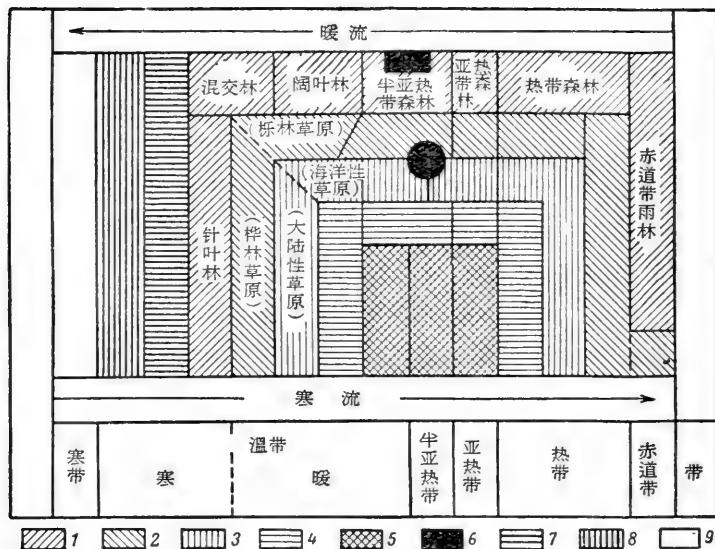


图 27 理想大陆上的各个自然水平带相互关系图解 (引自 Makeeb, 1954)

1. 森林带; 2. 森林草原带; 3. 草原带; 4. 半荒漠带; 5. 荒漠带; 6. 地中海带; 7. 森林冻原带; 8. 冻原带; 9. 永冻带。

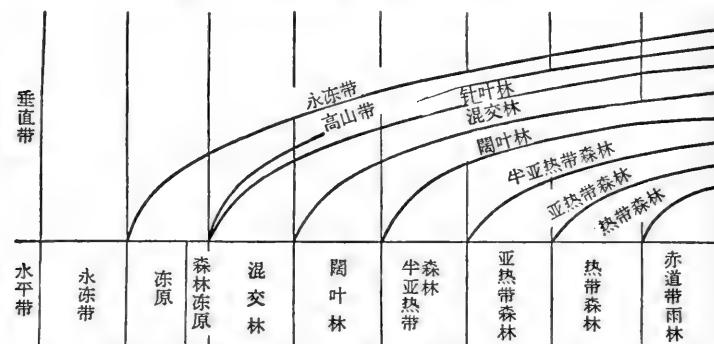


图 28 海洋性自然水平带之上的垂直带的理想图解 (森林冻原过渡成亚高山带; 针叶林起源于大陆性水平带) (引自 Makeeb, 1954)

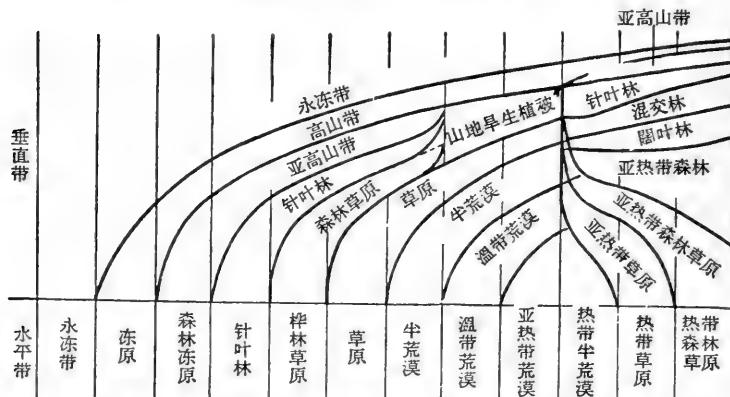


图 29 大陆性自然水平带之上的垂直带的理想图解(山地旱生植物带可能为针叶林带和阔叶林带所代替; 阔叶林起源于海洋性水平带) (引自 Makeeb, 1954)

干燥性和大陆性的增强,各个中生植被垂直带不但变得较窄,而且移到山区的上面的较潮湿但较寒冷的部分。在比南高加索中部、特别是比南高加索西部较大陆性的南高加索东部,山区内的某些垂直带也同样排列得较高。可是,当然只有在大约相同的纬度地带内的各个山系,才能进行这样的比较。

当 II. C. 马克耶夫编制理想的(极其概括的)垂直地带性图解的时候, K. B. 斯达纽科维奇(Станюкович, 1955)作了确定植被(主要是苏联领土上)的各个具体垂直地带性类型的尝试。象马克耶夫那样,他首先区分出海洋性和大陆性的垂直地带性类型,然后在这两大类的每一类内部,划分各个具体的垂直地带性类型,并为它们定名。例如,斯达纽科维奇把斯堪的纳维亚、阿尔卑斯山、喀尔巴阡山和高加索西部的垂直地带性合并成一个类型,叫作“大西洋沿岸或阿尔卑斯类型”。其次,在这个垂直地带性类型的范围内,他划分5个垂直带,由下而上是:(甲)亚热带森林带,大家知道,不但在高加索,而且在意大利南部和法国南部,都有这一带,在巴尔干半岛和瑞士阿尔卑斯山也有这一带,但较贫乏;(乙)山毛榉林带,在高加索(由东方山毛榉构成的森林)和几乎整个欧洲(由欧洲山毛榉构成的森林),都有这一带;(丙)由冷杉和云杉构成的阴暗针叶林带〔在高加索是高加索冷杉(*Abies nordmanniana*)和东方云杉(*Picea orientalis*),而在喀尔巴阡山和阿尔卑斯山则是欧洲冷杉(*Abies alba*)和欧洲云杉(*Picea excelsa*)〕;(丁)中草草甸和灌丛(杜鹃灌丛、矮曲林等等)带;(戊)矮草草甸和冻原带。斯达纽科维奇举出具体垂直地带性类型的一些图解。其中一个图解经过稍微修改后转载如图30。从图上可以看到,高加索西部的海洋性垂直地带性多么不同于费尔干纳山脉、吉沙尔山脉、阿赖山脉、巴达克山和帕米尔的大陆性垂直地带性。例如,如果说,在高加索西部,亚雪带的上界已经在海拔大约2,500米处(比南高加索山坡更低),那末,在中亚细亚的很多山脉,这个上界位于海拔大约4,000米处,而在巴达克山和帕米尔则更高。在高加索西部,阴暗针叶林带位于从1,100米到1,700米的高处;而在费尔干纳山脉,这一带则位于海拔2,300米到3,000米的高处。我们还看到,帕米尔在垂直地带性方面不但整个不同于稍微不那么干燥的巴达赫沙恩,而且帕米尔的一切垂直带都向上移得更高。由于这一点,在苏联的一切山系中,帕米尔的农垦带的上界最高。

每一水平带或垂直带都是各个植物群落的完整镶嵌(大镶嵌)。构成这个镶嵌的各个群落型,是这一带所特有的,不出现在其他带内。例如,“高山五花草甸”这一类型,是高山带所特有的,不出现在其他带内。最充分反映某一水平带或垂直带(在平原或在山区)条件的那些群落型,叫作显域群落型(зоимальный тип)。但是,也有一些群落型,出现于几个带内。例如,盐土植被出现于荒漠带、半荒漠带和草原带内。草本沼泽出现于从荒漠到高山区域和冻原的一切水平带和垂直带内。关于这些群落型,人们说它们是泛域群落型(азоимальный тип),或隐域群落型(интразоимальный тип)。可是,只有高级植被单位才可能是隐域的,而且不同的带内通常没有相同的群丛。

在山区内,逐渐升高,可以观察到较喜温植被为较耐寒植被所替代的情况;这种替代在个别情形下受到破坏。冷空气向下流到地形较低部位,是上述一点的原因;这

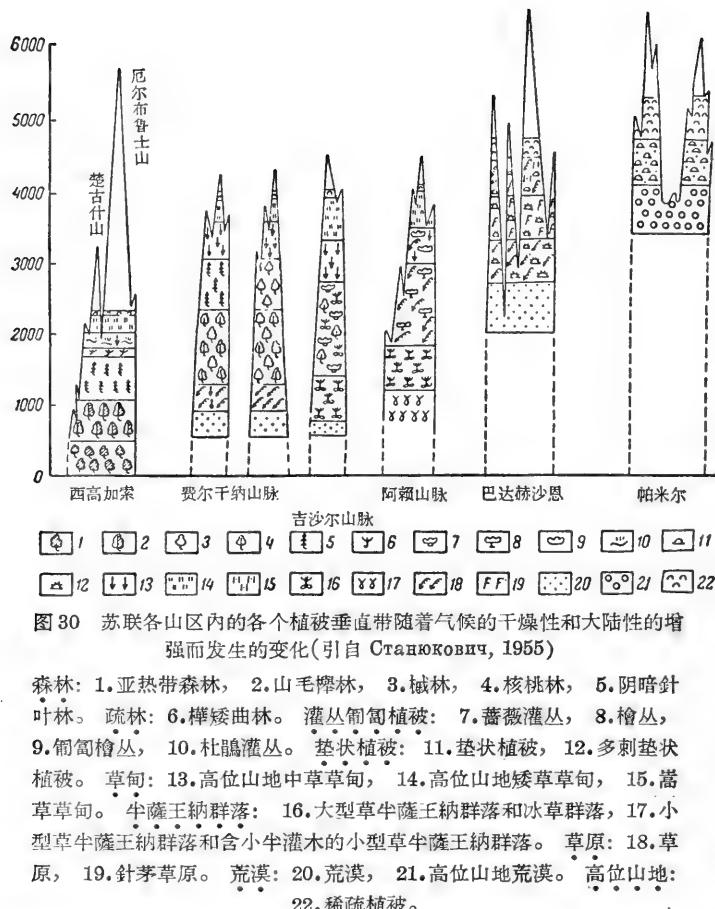


图 30 苏联各山区内的各个植被带随着气候的干燥性和大陆性的增强而发生的变化(引自 Станюкович, 1955)

森林: 1. 亚热带森林, 2. 山毛櫟林, 3. 榆林, 4. 核桃林, 5. 阴暗针叶林。 疏林: 6. 榆矮曲林。 灌丛匍匐植被: 7. 蔷薇灌丛, 8. 榆灌丛, 9. 铁线莲灌丛, 10. 杜鵑灌丛。 垫状植被: 11. 垫状植被, 12. 多刺垫状植被。 草甸: 13. 高位山地中草草甸, 14. 高位山地矮草草甸, 15. 嵩草草甸。 半薩王納群落: 16. 大型草半薩王納群落和冰草群落, 17. 小型草半薩王納群落和含小半灌木的小型草半薩王納群落。 草原: 18. 草原, 19. 针茅草原。 荒漠: 20. 荒漠, 21. 高位山地荒漠。 高位山地: 22. 稀疏植被。

种情况引起植被分布中的相应的倒位(инверсия)。И. В. 格魯什維茨基(Грушвицкий, 1940)的一篇值得注意的論文,专门討論乌苏里边区的这类现象。該作者还引述 А. И. 庫連錯夫(Куренцов)的报导; 后者在这个边区的很多地点发现了在谷道底部生长的鄂霍次克型泰加群落耐寒植物,而这些谷道的周围坡地則布滿較不耐寒的“中国东北植物区系”代表植物。格魯什維茨基还引述 П. И. 柯洛斯科夫(Колосков)有关黑龙江流域地区的資料。曾經发现,丘陵和相邻山谷不但在温度状况方面,而且在湿度方面,也是不同的。在坡地上,当降水量少时,空气相对湿度比在山谷中較高,相反地,当降水量多时,則較低。在坡地上,空气相对湿度曲綫平稳。而在山谷中,相对湿度比在坡地上变动得剧烈得多;因此,山谷的植物不但可能遭受锈病菌的侵染,而且可能遭受干旱的損害。

И. В. 格魯什維茨基举出了乌苏里边区的植被垂直带倒位的許多例子。例如,在霍尔河地区(现在是伯力边区南部),云杉林分布于谷地,而坡地的下部(接近于谷地的部分)則布滿較不耐寒的紅松林。可是,在坡地的上部,重新出现云杉林。这样看来,只有在谷地和相邻部位的范围内,才观察到倒位;而在坡地本身上,已經出现

正常的植被垂直地带性。该作者还举出很多其他的类似情形；同时他警告，如果说，在河流的下游和中游可以观察到倒位，那末，在河流的上游和山区小河的谷地上，倒位通常不出现。可是，在一定的条件下，倒位还出现于流入河流上游的山溪的谷道中，以致 A. II. 库连错夫甚至把这样的谷道叫作“冰谷”（ледяные тальвеги）。格鲁什维茨基在引述 II. II. 柯洛斯科夫和 A. Д. 沃耶科夫（Воейков）的资料时，指出，在山区小河下游的谷地为各个山坡隔开的地方，以及在向下流动的冷空气因而停积的地方，都可以看到“冰”谷。

有时，由于某些当地条件，在山地区域内观察到正常垂直地带性受到非常强烈的破坏。例如，半荒漠在南高加索东部出现于海拔 500—600 米以下的地方，而在埃里温附近，则还分布于 1,500—1,600 米的高处。这一点可以这样来解释：在埃里温附近延伸着广大的熔岩高原，因此，当地经常接受干燥的风，而且非常缺少降水。这样的区域具有“高原气候”（Берг, 1938），这种气候也具有昼夜温幅很大的特征。

在地形的特殊部位上，有时观察到地带性的较小破坏。例如，小片櫟林沿着沟谷进入平原的草原带内；高加索山区内的高草群落沿着沟谷下降到遥远的森林垂直带，等等。在这些情形下，关于这些小片櫟林和高草群落，可以说，就对它们基本分布地点所处的那一带的关系来说，它们是超域群落（экстразональное сообщество）。

## 第二节 自然水平带和垂直带的长期移位

上面已提及，植被的水平带和垂直带同时是土壤带和气候带。这样看来，可以按照 B. B. 道库恰耶夫（Докучаев）的意见，提到整个自然界的水平带和垂直带。如果说，道库恰耶夫建立了关于带作为生物界和非生物界的一切因素的自然复合体的学说，那末，主要由于 Г. И. 坦菲里耶夫（Танфильев）和 B. P. 威廉斯（Вильямс）的倡议，开始形成了关于自然带在时间上的变化以及关于自然带在空间上的移位的学说。按照威廉斯的意见，在我们的北半球上，一切自然带都朝着向北的方向缓慢地但不断地移动位置。这样看来，森林正在进攻冻原，草原进攻森林，荒漠进攻草原。可是，正象上面已经指出的，威廉斯关于草原进攻森林以及森林进攻冻原的论点，曾经受到很多科学家的反驳。

毫无疑问，山区的自然垂直带和平原的自然水平带的动态，必然具有共同的特点。因此，山区垂直带动态的研究，也可能在某种程度上说明平原广大地面上的相应规律性。在高加索和后来在喀尔巴阡山的多年植被研究中，我始终非常注意于研究演替；在这些材料的基础上，现在已经有可能对上述山系的植被垂直带的动态作出某些结论。曾经发现，在喀尔巴阡山，至少大多数的垂直带现在正在向下移位。例如，高山带的下界正在向下扩大；由于云杉林上界下降，亚高山带——由高山松（*Pinus mughus*）构成的矮曲林的分布带——正在向下移位；而由于山毛櫟林上界下降，云杉林带（由 *Picea excelsa* 构成）正在向下移位。再下面，山毛櫟林带正在向下移位，排挤了由鹅耳枥、山毛櫟和櫟构成的混交林；而由于由柞櫟（*Quercus robur*）构成的櫟林上界下降，上述混交林也正在向下移位。

要查明喀尔巴阡山植被垂直带向下移位的原因，必須首先研究每两个相邻垂直带的接触地带。例如，在喀尔巴阡山的高山带出现的那些地点，例如在契尔諾戈尔，由于亚高山带的矮曲松林自然死亡，高山带逐渐向下扩大。这种自然死亡决定于下面一点：虽然构成矮曲松林的高山松(*Pinus mughus*)产生很多球果，并正常结籽，但矮曲松林不能借助于松而更新。固然，松的平卧枝条会生根，但生根不能导致松树丛的明显扩大，因为生根基本上只是生根，而不是营养繁殖。这种松不能借助于种子而更新，这首先是由于这种松形成的冠极其稠密，因而缺乏光綫；此外，在矮曲林下形成一层泥炭，这层泥炭不利于松幼苗，并迅速地为黑果乌饭树、牙疮痘、苔藓、地衣、某些草甸植物等等的稠密植丛所占据。松树丛在这里自然地为高山蕪原和蕪原化草甸所演替。此外，矮曲松林也受到砍伐。

可是，同一种高山松在石质麓积物上却能有效地更新，此外，还占领云杉林的地点（这些云杉林在上部边沿处为摊方和雪崩所排挤）。在另一些地点，云杉林由于土壤强烈泥炭化而让位；这一点导致它们为含有苔藓和地衣的黑果乌饭树植丛和牙疮痘植丛所演替。因此，整个亚高山带（矮曲松林及其伴生的小灌木草本群聚的带）向下移位。至于山毛榉林带的上界，则它由于土壤形成过程特点而向下移位；这里的土壤形成过程在大约1,000米高处引起粗腐殖质积累和灰化，因而引起山毛榉为云杉所演替。灰化作用（但却是完全不同类型的灰化作用）也导致櫟在櫟林上界为山毛榉所排挤。

Л. С. 贝尔格 (Берг) 以及 И. П. 格拉西莫夫 (Герасимов)、К. К. 马尔科夫 (Марков) 和某些其他科学家，指出：北半球大部分从十九世纪下半期起就发生气候变暖。同时，贝尔格 (Берг, 1947) 认为，除了变暖以外，“还观察到朝着较潮湿的方向发生变化的某种倾向”（第87页）。按照贝尔格的意见，墨西哥湾流水头的加强以及暖气团和冷气团侵入的特点，是欧洲气候变暖的特征，但他认为变暖的根本原因还不清楚。贝尔格写道：应当认为，墨西哥湾流本身也受到变暖的影响。气候的变暖以及同时稍微变湿，不能不促使雪崩次数增多。А. А. 波里索夫 (Борисов, 1948) 在其《苏联的气候》一书中也指出这一点；他指出：在阿尔卑斯山上，由于变暖，其中包括由于温暖焚风的影响，雪崩次数增多；当然，气候变湿引起雪团较大量聚积，也促成上述一点。气候变暖当然也可能由于悬崖风化作用加速而导致摊方次数增加。

这样看来，在喀尔巴阡山上，云杉林上界的向下退却，证实了贝尔格关于欧洲气候的变暖和同时稍微变湿的说法。至于喀尔巴阡山的植被的一切垂直带的界线移位，则我们看到，土壤形成过程是它的主导原因。由此可见，土壤形成过程对植被的影响超过了气候长期变化的影响。因此，喀尔巴阡山的植被各垂直带不是向上移位（可能由于变暖而期望向上移位），而是向下移位。

值得注意的，与喀尔巴阡山相反，在东西伯利亚的山区内，正象 Г. И. 加拉季 (Галазий, 1954) 根据其研究而断定的，森林上界现在并不下降，相反地，却在升高。显然，由于气候一般严酷促使土壤形成过程减慢的结果，那里的土壤形成过程的影响已经在较小程度上表现。因此，那里的森林上界的动态在很大程度上直接决定于气

候长期变化。

在远东区南部的山区内，我们在各个森林垂直带的相互关系中看到另一种情况。在这里，正象在喀尔巴阡山那样，气候长期变化对植被的影响暂时从属于土壤形成过程的影响。因此，正象 B. A. 伊瓦什介维奇(Ивашкевич, 1933)、特别是 A. I. 库连错夫(Куренцов, 1951, 1953)以及 B. II. 柯列斯尼科夫(Колесников, 1951)指出的，在老爷岭的山区内，由鱼鳞云杉(*Picea jezoensis*)和臭冷杉(*Abies nephrolepis*)构成的阴暗针叶林的下界正在向下推进，而红松阔叶混交林的上界正在向下退却。例如，B. A. 伊瓦什介维奇在“中国东北复合体森林”中间描述了一个含红松的云杉林型，这个林型是缓斜分水岭和高原的典型林型。在这里，红松的年龄是在树群中占优势的云杉和冷杉的年龄的1.5—2倍，而且红松比云杉和冷杉较为粗大得多。伊瓦什介维奇认为，“上述林型是演替了有时在这些地点上发育的红松林群系的衍生林型”(第49—50页)。同时，他附带提到，这样的演替在边区的整个领土上以及甚至在中国东北本土上也可以观察到。A. I. 库连错夫更加坚决支持这些长期演替的广泛性质。例如，在老爷岭西北部的霍尔河—比金河分水岭上，库连错夫在海拔大约1,000米高处的这里占优势的冷杉云杉泰加群落中，观察到一些单株的正在干枯的红松巨树，而在这个海拔高度以下还看到红松的一些经常伴生种：刺五加(*Eleutherococcus senticosus*)和深山木天蓼(*Actinidia kolomikta*)。库连错夫(Куренцов, 1953)写道：“这一切说明，红松阔叶混交林曾经在某些时候分布于山区的较高处，而现在已经为云杉冷杉泰加群落所演替。红松幼树不存在，以及云杉和冷杉幼树到处触目皆是，也证实了这两个群系的长期斗争；这种斗争现在明确地表现为云杉冷杉泰加群落进攻红松阔叶混交林”(第33页)。

库连错夫在斯维特洛耶泉水地区(老爷岭山系南部)内研究动物区系的时候，作出结论：从前这里曾经有混交林和落叶林的动物区系，后来，这个动物区系开始为云杉冷杉泰加群落动物区系所演替，而这个过程一直继续到现在。

当然，在说到植被垂直带的移位时，我们仅仅指出整个过程的各个方面之一。实际上，移动位置的是整个自然垂直带，它不但包括一定的植被，而且包括一定的土壤、动物群和气候。动物区系组成的形成，决定于植被和土壤的某种特征，而气候也在颇大程度上决定于它们。

在高加索，最近150—200年来的气候变化，具有另一种性质(Ярошенко, 1956)。大量文献资料的研究以及20年来(1928—1948年)直接进行的南高加索植被演替研究，使我们能够作出结论：那里最近150—200年来的气候变化，表现为大陆性的稍微加强。这一点首先表现在季节更替较强烈，温度昼夜变动较强烈，以及晚夏空气干燥度加强和冬季雪量减少。同时，上述的某些因素直接影响到植被垂直带的移位，因而也影响到整个自然垂直带的移位。例如，南高加索中部的亚高山带由于高加索杜鹃灌丛的上缘在少雪冬季内冻死而向下移位(H. A. 和 E. A. Буш, 1936, 1937)；而在这一垂直带的下界，同一种高加索杜鹃则进攻在那里几乎不更新的森林。在南高加索东部，山毛榉林上界的下降，当然既是由土壤形成过程特点的结果，也是因为那

里的山毛櫟幼苗在夏季下半期內因干旱而大量死亡。这些类型的山毛櫟林的土壤，虽然在物理上是潮湿的，但在生理上对于山毛櫟幼苗來說是不十分潮湿的，因为这些土壤的上层含有大量把水分束縛起來的亲水胶体(Махатадзе, 1950)。在南高加索的东部和南部，南坡的櫟林沒有櫟苗更新，它們為鵝耳櫟丛和灌丛所演替，有时直接为草原型群聚所演替。这里的南坡的櫟树沒有更新是由于各种不同原因引起的；但其中最主要的原因，正象 Г. Д. 雅罗申科(Ярошенко, 1929)的研究所表明的，是櫟果在冬季期間內因这些坡地雪层不稳定而死亡和干枯。

这样看来，在南高加索，至少一部分的植被演替，是由于最近 150—200 年来的气候朝着大陆性加强的方向发生变化的直接作用而引起的。同时，在高加索山区內，某些自然垂直带向下移位(含高加索杜鹃灌丛的亚高山带，山毛櫟林带)。但是，例如，高加索山区內的高山带既向下又向上加宽。向上加宽是由于高山植被进入所謂亚雪带(这个亚雪带有大片的石质緩坡麓积物、陡坡麓积物以及一部分悬崖)；高山植被向下扩大是由于高加索杜鹃灌丛的上緣在少雪冬季內冻死。南高加索的东部和南部的櫟林，在南坡上无论有无人类的影响，都让位于較旱生的乔木群聚、灌木群聚以及草原群聚。当然，在这一切的移位中，起着巨大作用的是土壤形成过程；但在很多情形下，正象上面已經表明的，气候变化的直接影响也具有意义。試問，现在已經采取的关于在高加索干旱地区造林和引水、关于在干燥石质坡地上固定和造林方面的各种措施，是否能够制止气候大陆性进一步加强并控制气候长期变化使它們朝着緩和的方向进行呢？要回答这个問題，必須首先考慮到：最近 150—200 年来高加索气候大陆性的加强，如果說的确在某种程度上是由于直接自然原因引起的，那末，这种加强在更大程度上是由于森林采伐、山地放牧场过度放牧，因而也由于河流淤浅和山坡土壤破坏。然而，既然现在在高加索，注意力集中于植被的改良和丰富，所以大陆性加强的基本原因应当就消失了。至于在这一方向起作用的各种自然原因，則它們影响那么緩慢，作用那么微小，以致必須认为它們的影响也将借助于农学森林土壤改良措施、引水等等而完全消除。高加索大自然的改造，不但可能导致高加索气候大陆性进一步加强的消除，而且可能导致相反的过程，即高加索干旱地区气候的緩和和潮湿。现在积累的、特別是最近几年来积累的关于人工林对气候的影响方面的大量数字資料，完全証实上述一点。

上面已經指出，在高加索，各个不同垂直带现在正在沿着不同的方向发生移位：那里的高山带既向上加宽(侵入亚雪带，即“高位山地荒漠”带)，也向下加宽；亚高山带仅仅向下加宽(由于森林上界下降，正象在喀尔巴阡山那样)。在南高加索的东部和南部，森林上界既由于人类影响、也自然地下降，而森林下界(櫟林)，相反地，則向上退却(由于草原植被和佛利干那状植被从下面向它进攻)。

由此可见，气候的同一些长期变化可能导致各个自然垂直带在不同方向上移位。这里产生一个問題：在平原上，各个不同自然水平带的移位是否也具有不同的方向性？例如，如果象威廉斯所断定的，草原带的确从南方向森林带移动，那末，这是否意味着，冻原带应当向北方退却，让位于从南方向它移动的森林带呢？

早在 1911 年, Г. И. 坦菲里耶夫就指出, 冻原进攻森林, 并用沼泽化过程的优势来解释这一点。Б. Н. 諾林 1953—1955 年在西西伯利亚的森林北界处进行的詳尽研究的結果, 在不久以前发表(Норин, 1958)。諾林采用半定位方法, 詳細研究了各个乔木树种的种子更新和营养繁殖更新, 甚至举行了实验。他作出的結論在某种程度上証实了 Г. И. 坦菲里耶夫的观点。諾林发现, 在森林北界, 一切乔木树种的无论种子更新和营养繁殖更新, 都是不能令人满意的, 虽然落叶松和樺仍然比云杉更新得好些。

可是, 关于不是冻原进攻森林、而是森林进攻冻原的資料, 則发表得較多。例如, Б. А. 季霍米罗夫 (Тихомиров, 1953) 报导了远东区很多地区以及乌拉尔和希宾山出现的这样的事实。Л. Н. 丘林娜 (Тюлинна, 1936) 关于阿納德尔河流域和哈坦加河流域、В. С. 戈沃鲁兴 (Говорухин, 1940) 关于西西伯利亚低地、В. Н. 安德列耶夫 (Андреев, 1954, 1956) 关于苏联欧洲部分冻原以及一些外国科学家 (Griggs, 1934; Regel, 1950; 等人) 关于斯堪的納維亚北部、加拿大、阿拉斯加和拉布拉多半島的类似資料, 也是大家知道的。最近几年內, 也发表了类似的研究 (Акимов и Братцев, 1957), 这項研究証实了大地冻原区域內乌薩河流域的森林向冻原移动。

只有在气候的长期变化本身起着作用的情形下, 平原的一切自然水平带移位的同一方向, 才能够具有完全平稳的前进的进程。然而实际上, 正象我們看到的, 这些变化是通过其他过程, 首先是通过土壤形成过程而起作用的。这种情况似乎使我們不能不怀疑威廉斯关于我們平原一切水平带向北移动的观点。可是, 上述这些现象首先决定于时间的规模。如果說, 在过去数百年期间內, 气候的长期变化, 在通过土壤形成过程和其他过程起作用的时候, 有时可能导致某些水平带和垂直带发生方向相反的移位, 那末, 在以数千年和数万年計算的較长期作用下, 气候的长期变化也許必然将征服其他过程, 最后引起一切水平带沿着与气候变化相符的方向发生移位。在冰川退却后直到现代, 在我們的平原上可能发生过一切水平带的这种同向的向北移位。但是, 这种同向移位有时受到水平带和垂直带在相反方向上的較局部的移动所破坏。这样看来, 有某些根据可以认为, 对于較大范围的时间來說, 威廉斯的观点是較可靠的。

不过, 有极多的資料較有利于下面的說法: 气候的长期变化是波浪式的, 而且每一个大浪潮大約經歷 1850 年。这意味着, 在地球的冰川后历史的期间內, 长达 1850 年的气候潮湿时期以及同样长短的气候干燥时期(也許可以更正确地說, 大陆性加强时期), 正在交替出现。例如, 泥炭沼泽的研究表明, 在公元前第 5,000 年和第 4,000 年的交界, 曾經是一个潮湿期, 古代傳說的“大洪水”的最初回忆就是指这个时期。后来, 从公元前第 4,000 年中叶到第 3,000 中叶, 是紧接着的一个大陆性加强期。这个时期的特点是山地冰川縮小以及高山湖泊水位下降, 而且这两种现象都促使新石器时代初期的人类最初山村在阿尔卑斯山上的出现。这时候, 欧亚大陆的泥炭沼泽发生极强烈的干涸。在北美洲, 也有关于这个时期的类似資料。次一时期, 相当于公元前第 3,000 年下半期和第 2,000 年初期, 又重新潮湿。这时发生了古波罗的海的海

进，山地冰川扩大，山地湖泊地区出现毁灭性的洪水；这些现象导致了新石器时代中期和晚期的村落的毁灭（新的“大洪水”）。这时，泥炭沼泽也迅速扩大。这个时期之后，重新紧接着一个大陆性加强期，后来又是一个潮湿期，其后重新是大陆性时期，接着又是潮湿期，最后，二十世纪是向新的干燥期过渡的时代。这一点表现在从十九世纪就已经开始的欧亚大陆、北美洲、南美洲和非洲（基利曼札罗火山）的冰川全面退却，以及与此有关的太平洋水位缓慢升高。至于大多数的湖泊，其中包括里海，则相反地，它们的水位逐渐降低。还观察到永冻区域的退却；这一点在最近几十年来特别显著。关于气候变化的大节律（每1850年为一周期的节律）的资料，我们是根据A. B. 施尼特尼科夫（Шнитников, 1957）的专题著作引述的；这部著作含有上述方面的大量材料的综合报导。在大气候节律的背景上，还有一些其他的较小的气候节律变动。例如，Л. С. 贝尔格（Берг）认为还有长短从8年到11年的节律，这些节律影响到欧洲和北美洲沿海某种鱼类的捕获量。所谓布里克纳时期，也是大家知道的；这些从1700年到1880年的时期是俄国的Д. А. 布里克纳（Брикнер）确定的。布里克纳时期的一个循环是25—45年，平均是35年。可是，Л. С. 贝尔格（1947）关于这一方面指出，在布里克纳确定的最后一年（即1880年）之后，伦敦、柏林、斯德哥尔摩的空气温度变动的研究，丝毫没有表明35年布里克纳时期的痕迹。

虽然如此，但除了较大的气候变动以外，必须永远不忘较小的气候变动的可能性。关于这一点，П. С. 波格列布尼雅克（Погребняк, 1955）在其《林型学基础》一书中专门讨论“植被发育循环和时间规模”一章中写道：“在解释森林演替时，某些科学家倾向于把时间规模混淆起来。在观察櫟云杉林、松云杉林和松櫟林的时候，他们是长期过程的证人。他们的想象立刻转移到过去时代，而对现代的重要细节则模糊不清；然而，如果没有现代的细节，无论现在和过去的情况都是不能正确理解的。日常的迅速的小‘循环’过程，为作为小循环轴心的缓慢地质大‘循环’所替换”（第144页）。

我们上面涉及了关于从十九世纪末叶到现代这一期间内的气候变化的问题。我们看到，气候变暖可以认为是在整个北半球范围内的这个时期的总过程；而且，在较南方区域内，这种变暖结合着大陆性化，相反地，在较北方区域内，则结合着气候的稍微变湿，换句话说，结合着气候的缓和，即海洋性成分在气候中的加强。这是基本上由自然原因所决定的气候长期变化。但是，除了自然原因以外，人类活动对气候长期变化的影响也是极其强烈的。人类活动有时在很大程度上加强大陆性化过程，并减慢气候海洋性化过程。在俄国，Б. В. 道库恰耶夫早就全面提出这个问题，他建议了关于防止我国草原带气候进一步干燥的措施系统（护田林带、引水、调节河流等等）。在其他国家中，也提出类似的问题。例如，在专门讨论这个问题的最新外国著作中，可以举出爱伦堡（Ellenberg, 1954）的《农业植物社会学》一书中专门讨论关于德国的所谓草原化（Versteppung）的一章。德国草原化理论的支持者们（Seyfert, Metternich等人）认为，森林采伐，沼泽干涸，供水量由于工业和城市增长而增加，——人类对自然界的这一切影响，都是德国景观“草原化”或甚至“荒漠化”的原因。爱尔伦堡

在批判研究这些資料的时候,作出結論: 德國的普遍草原化是談不到的, 荒漠化更談不到。虽然如此, 但他承认人类活动引起的一般湿度稍微降低是显然的。关于这一点, 爱尔伦堡认为必須: (甲)防止进一步破坏森林, (乙)建造防风林, (丙)建造抵抗侵蝕的森林, (丁)建造大量的蓄水庫。此外, 他引述帕列特(Paret)的意见, 后者也建議培育抗旱的作物品种。

### 第三节 植被和区域地形

#### 一、預兆法則

B. A. 凯勒尔以及后来 B. B. 阿略兴, 在研究俄罗斯平原的超域群落(экстразональное сообщество)时, 发现了值得注意的规律。凯勒尔的功績在于他第一次精确描述植被的生态系列(экологический ряд), 就是說, 精确描述植物群落由于生态因素在一定方向上的空間变化而引起的合乎规律的空間間隔排列。凯勒尔(Дибо и Келлер, 1907)在南俄半荒漠帶內研究中地形低地上的生态系列时, 发现了那里从半荒漠群聚到草原群聚的逐渐过渡, 而且这些过渡类似于在广大平原上从荒漠帶向草原帶前进时观察到的那样的过渡。与凯勒尔发现的规律接近但稍微不同的适用于坡向的另一个规律性, 阿略兴(Алексин, 19386)把它叫作預兆法則(правило предварения)。阿略兴(1951)写道: “完全相反的超域现象, 就是說, 既反映較北方平地条件又反映較南方平地条件的超域现象, 可能在极其接近的地点被观察到; 例如, 如果一条沟谷沿着从西向东的方向穿过草原, 那末, 在沟谷的北坡和南坡上, 我們就观察到这样的超域现象, 这些现象有时非常显著而完全相反。这样看来, 在这个不大的空間內, 我們既看到該地点的显域类型(在平地草原上), 又看到較北方的显域类型(在北坡上)和較南方的显域类型(在南坡上)。由此作出結論: 超域植被一方面似乎反映較北方或較南方的显域类型, 而另一方面又預兆这些显域类型。这一切有规律的关系使我們有可能提出‘預兆法則’, 这个法則在俄罗斯平原具有很大意义, 并获得广泛应用”(第73—74页)。該作者着重指出, 預兆法則提供了下列的可能性: (1) 預报尚未研究的地点的植被, (2)使植被已經消灭的地点的过去植被特征得到恢复, (3)从广泛的地理学观点来研究植被。H. Ф. 闊马罗夫(Комаров, 1938)批判了預兆法則。按照他的意见, 这个法則对植被和地形之間的关系作了过于简单的解释。他写道: 即使在 B. B. 阿略兴本人的著作中, 也可以找到很多这样的意见, 即除了坡向以及那些可能在同样程度上直接决定于坡向的坡地水热条件以外, 母质的特征、坡地的高低不同部位和很多其他因素, 都具有重要的意义。

我們附带提一下: 如果說, 預兆法則在广大平原的条件下仍然具有很大意义, 那末, 在山地区域內, 它的意义則較小, 因为在这里, 比在平原上較为复杂的生态因素总体, 在植物群落分布方面起着作用。固然, 坡向在山区內起着很大作用, 但象坡度和海拔高度那样的因素, 也与坡向一起发生影响。

## 二、山区地形对植物群落分布的影响

坡向连同坡度和海拔高度一起对山区植物群落的分布的影响，是非常大的。例如，在北半球，北坡通常较冷和较湿，其上的土壤较厚；相反地，在其他条件相同时，南坡则较暖和较干燥，土层较薄。

西坡和东坡在生态条件方面占着过渡的地位。同时，可以认为，在其他条件相等时，西坡比东坡较温暖和较干燥，因为太阳在下午照射西坡，就是说，在加温作用较强的时候照射西坡。在陡坡上，坡向的影响通常比在缓坡上强烈些。

在沿海区域内，由于潮湿的海风和雾的影响，坡向的直接影响常常化为乌有；在这里，向海的坡地（不管坡向如何）较为潮湿。在大片干荒漠附近的地区，作用可能相反。海拔高度的影响表现在下面一点：越高，气候一般越冷。至于气候湿度变化，则湿度通常也随着海拔高度而增加，但只达一定界限为止，此后，再往高处，湿度重新稍微降低。在高加索山区内，最潮湿的山带是亚高山带，特别是这一带的下部，即在森林上界附近。这是极其多云、大雾和极多露水的带。高草群落（“无乔木的森林”）在这一带内的存在，恰恰是与土壤和空气的高湿度有关的。但在高山带内，湿度重新降低，此外，那里的湿度影响由于气候寒冷而稍微失去作用（气候寒冷在全年的大部分期间内造成土壤生理干旱）。因此，典型的高山植物总是具有旱生结构的某些特征。

除了海拔高度、坡向和坡度以外，坡地的表面是平是凸是凹，也具有巨大的意义。坡地的较为平稳的、常常是勉强可以觉察到的凸起或凹陷，也影响到生态条件特征，因而也影响到植物群落的特征；至于谷、沟、崖和类似的显著低洼部位和隆起部位，就更不用说了。只有在每一中坡地（мезосклон）的范围内，坡地的上述特征才保持均匀；而大坡地（макросклон）在这个特征方面，则通常在其各个部分上是不均匀的。在地形相对固定的中坡地上（就是说，岩石从表面起就已经成为细土的那些中坡地上），坡地的平坦、凸起或凹陷的特征，表现得很清楚，并总是在某种程度上影响到植被。

根据上述4种因素，（1）海拔高度，（2）坡向，（3）坡度，（4）地表形状，——可以为例如阿塞拜疆共和国查卡塔雷区高位山地西部编制各个群落型在地形各个部位上分布的图表（表9）。

在这个图表上，我们看到，第一，在某些垂直带内，有些坡地类型有时可能完全不存在。例如，在查卡塔雷区西部的高山带内，完全没有北向坡地，也没有南向陡坡，而只有南向缓坡（这些情形都是指地形相对固定的坡地）。北坡的不存在可以这样来解释：查卡塔雷区的整个山区部分，位于总高加索山脉的南向大坡地上。在地形平缓的高山带内，没有北向中地形，但它們出现于地形较显著的下面各带内。

其次，应当注意到，同一个群落型可能出现在不同垂直带内的不同坡地类型上。例如，中等潮湿的亚高山草甸在下亚高山带内出现于缓坡，而在上亚高山带内出现于陡坡。这一点显然可以这样来解释，在调查区的上亚高山带内，根本没有缓坡。

最后，应当注意到，在某些情形下，一定的群落型只可能出现于一个垂直带内和一种坡地类型上。在这个调查区内，杜鹃灌丛的情形就是这样；这种灌丛只出现在上

表9 查卡塔雷区高位山地西部的植被在地形各个部位上分布的图表  
(阿塞拜疆共和国)

海拔高度(米)	垂直带	地形固定的坡地												地形不固定的坡地	
		南向						北向							
		陡			缓			陡			缓				
		凹	平	凸	凹	平	凸	凹	平	凸	凹	平	凸		
3050	高山	没有这种坡地						没有这种坡地						悬崖和陡坡麓积物的稀疏群聚；有些地方是含斑叶羊茅的草甸化草原	
2750	上亚高山	湿草甸或蕪原化草甸	中湿草甸	含斑叶羊茅的草甸化草原	没有这种坡地			湿草甸或蕪原化草甸	中湿草甸	高加索杜鵑灌丛	没有这种坡地				
2150	下亚高山	高草群落	湿草甸	桦丛	湿草甸	中湿草甸	含东方櫟的稀树櫟林	高草群落	湿草甸	桦丛	湿草甸	中湿草甸	含东方櫟的稀树櫟林	悬崖和陡坡麓积物的稀疏群聚	
1850	上森林														

亚高山带内，而且只出现在北向陡峭的凸坡上。这一点可以这样来解释：查卡塔雷区是杜鵑灌丛在总高加索山脉中的极东界，无论种和植物群落，在其分布区的边缘上都大大缩小自己的生态幅，因而也缩小自己的地形幅(топографическая амплитуда)。而在另一些情形下，同一个群丛出现在两个、三个和更多的坡地类型上。不过，有时也有相反的情形：在同一个坡地类型上，有时可能出现这一个群落型，有时可能出现另一个群落型。后一种情形通常可以这样来解释：同一个地形类型可能有不同的土壤条件。例如，在我们的图表上，在上亚高山带的凹坡上(无论是南坡或北坡)，可能出现湿草甸，也可能出现蕪原化草甸，而且在蕪原化草甸上观察到甘松茅(*Nardus stricta*)的混杂，这种混杂与土壤显著泥炭性有着联系。同时，蕪原化草甸是在土壤较薄并受牲畜践踏较厉害的地点形成的。

我们知道，在山区内，某一植被的高度界线，在同一地理纬度的范围内，首先决定于海拔高度，此外，也在一定程度上决定于坡向和坡地表面形状。然而，还有一个因素也对这一点发生较大的影响，但没有受到充分注意。这个因素是山岳的大小，就是说，山岳的海拔高度和它在附近平原以上的相对高度，以及山岳的一般延伸度。在延伸度不大的、或多或少孤立的和没有达到显著海拔高度的山岳上，自然垂直带(植被垂直带因而也是如此)的高度界限，通常比在较大的山岳上低些。例如，在沿海边区

南部的海拔 920 米的里亚巴亚穹形山上,山頂已經具有亚霍尔茲景观 (подгольцовый ландшафт): 摊方, 云杉疏林, 小片阿氏樺 (*Betula armandii*) 林, 胡柏 (*Microbiota*) 平臥針叶灌木斑点。同时, 在位于頗为北方的比金河-伊曼河分水岭的大山岳上, 亚霍尔茲景观从海拔 1,200 米高处才开始, 有些地方从 1,400 米才开始。在这个分水岭的各个山峰中間, 也观察到有趣的規律。正象 A. Φ. 普里亚魯兴 (Прилухин, 1958) 指出的, 在这里, 山峰越高, 山地冻原分布界限就越高。欧洲阿尔卑斯山也有类似的情况。例如, 帕兴格 (Paschinger, 1954) 报导, 根据沙尔費脫尔 (Scharfetter) 的观察, 在佛里亚特尼茨山区内, 山脊高度和乔木植被上界之間出现平行现象: 乔木植被上界到处比山脊平均低 200 米。恒雪带的界綫也决定于山岳或个别山峰的一般高度; 而且, 与植被界綫相反, 山峰越高, 恒雪带界綫就越低, 好象是下降以迎接上升的植被界綫似的。按照帕兴格的意见, 在坡地受到富有营养物质的流水供应的那些地点, 森林上界更高。这一切和类似的規律, 使得帕兴格有可能提到“山頂力场”, 有可能說: 各个垂直带界綫彼此形成一个外貌-气候总体及其固有的因果复合体。

#### 第四节 植被和区域地貌

上面我們討論植被决定于地形特征的情况时, 仅仅联系到地形的輪廓。

这样的研究仅仅是初步的; 为了較深刻认识植被及其与区域历史的联系, 必須在地形发展过程中来研究地形, 而这一点是地貌学的对象; 地貌学是地理科学和地质科学之間的一门边缘科学。

地植物学的任务之一, 恰恰就在于研究植物群落型与一定地形类型及其起源之間的现代联系。地形类型的起源本身也与构成这些地形类型的那些岩石的起源和特点有关的<sup>1)</sup>。

地貌单位, 就是說, 把輪廓相似和起源相同的地形合并起来的地形类型, 叫做地貌要素 (геоморфологический элемент)。

各种地貌要素的形成因素是多种多样的。可以把这些形成因素归并为下列几个基本类别:

1. 河流活动(河谷形成)。
2. 风化作用和侵蝕活动。
3. 湖泊活动。
4. 海洋活动。
5. 冰川活动。
6. 风的活动。
7. 火山活动。
8. 风化作用特殊形式的活动[喀斯特作用, 紅色石灰土 (terra rossa)<sup>2)</sup>形成, 等等]。

1) 关于地植物学研究工作中的地貌学观察方法, 請參閱 H. H. 索科洛夫 (Соколов, 1959) 的論文。

2) 即所謂石灰岩紅色风化壳, 它是在旱季表现显著的温热气候条件下形成的。

9. 生物活动(动物和植物的活动)。

10. 人类活动。

由于上述一切因素作用而进行的地形形成过程,本身可以再分为破坏过程(деструктивный процесс),即运移、片蚀、淋溶的过程,以及堆积过程(аккумулятивный процесс),即运积、风积的过程。上述地貌形成因素活动的10个基本类别中的每一类别,都具有破坏过程和堆积过程之间的某种相互关系。例如,河流活动的特征如下:破坏过程和堆积过程在其中起着接近相同的作用,喀斯特活动的特征是破坏过程占优势,火山活动是堆积过程占优势,等等。

我們將討論地貌形成因素活动的最主要特点及其与植被类型的分布和起源的联系。

## 一、河谷的形成

根据现代的观念,在地球历史中,发生了造山运动时期和相对静止时期的相互交替。造山运动时期的特征是地壳的强烈垂直运动。相对静止时期的特征是强烈垂直运动的衰减;在某种程度上由于这种衰减而引起的、常常非常缓慢的上升和下沉,即所謂造陆运动,持续了很长的时间。因此,相对静止时期也叫作造陆运动时期。

在我们的緯度地带,最后一个造山运动时期是在更新世,就是說,是在冰期和间冰期交替出现的第四紀冰川时期。冰后时期,即全新世,是造陆运动时期,它的特征是地壳缓慢(衰减)垂直运动占优势;除了地震时以外,这种垂直运动是人所不能感觉到的,它现在很少发生,是由于水平折皱作用余波和地球内部物质垂直上升(隆起)而引起的。

缓慢的造陆运动是波浪式的,因此,地壳的每一地段这时都发生上升和下沉的有规律交替。这种交替既在时间上发生,也在空间上发生:例如,如果某一地段上升,那末,与它接邻的某一地段就下沉。可是,由于造陆运动逐渐衰减,必然观察到一些地段上升占优势,而另一些地段下沉占优势。既然这些运动在某种程度上是造山过程的余波,所以上升超过下沉,以致最后占优势的是大陆海拔高度增高过程,換句話說,是侵蝕基准面降低过程;这一点本身加强运移和片蚀的强度,就是說,增加侵蝕过程的强度。还应当注意到,除了地壳的那些在造陆运动上活泼或“易变”(不稳定)的地段以外,还有一些地段,其上的造陆运动现在如果说仍然表现出来,但表现程度小得多。这些地段是指較大的平原区域,在地貌学上叫作地盾或地台,例如俄罗斯地台、加拿大地盾等等。易变的区域是指山地区域,其中最易变动的地段出现于不同构造的边界。

地壳的造陆上升和造陆下沉,是河谷及其伴随的級状阶地的形成的最重要因素。在缓慢的造陆上升时,河流較强烈地切入上升的地壳;而在紧接着的下沉时,则侧方侵蝕过程和冲积过程占优势,就是說,河成阶地形成或多或少平坦的表面。同时,在典型的情形下,下沉沒有达到上升前的基准,以致河谷两沿不断比河床越来越高。地壳下一次上升所伴随的河流切割,已經不是在原来的地点,而是稍微后退。河谷坡地

上的級狀階地系統，就这样造成。在最上面的階地以上，是山脊或高原，即分水嶺；在分水嶺的後面已經是另一（相鄰）河流的河谷。在高度上（同時在年齡上）不同的河成階地，通常可以根據其上的植被而或多或少顯著地區別開來。較幼齡和較接近河床的階地，在典型的情形下具有較不成熟的植物群落，這些植物群落還沒有達到成型階段；而較早形成的較高的階地和分水嶺，則可能分布著成型群落。另一方面，較低和較幼齡的階地可能具有相對濕生的植被，而較高和較老齡的階地以及分水嶺，則分布著中生或甚至旱生的植被。

河谷在洪水期為水淹漫的部分，叫做河漫灘。河漫灘通常包括一個最幼齡的階地。河漫灘的特徵是河流運積物（即沖積物）的有規律分布。如果河流的水流具有較大的速度，那末，在接近河床處，即水流在洪水期最迅速的點，沉積下來的僅僅是為水所搬運的物體中的最大物體——漂砾和圓砾。而較小的物體，例如小圓砾、砂粒、粉粒和粘粒，則仍然為急流所攜帶。可是，離開河床越遠，水流就越緩慢；因此，當我們逐漸遠離河床的時候，我們將在含小圓砾的漂砾和圓砾狹窄地帶之後，首先穿過砂質沖積物地帶（近河床砂丘），然後穿過粉質沖積物地帶，最後穿過粘質沖積物地帶。當然，絕不是在一切河漫灘上，都可以看到這一切地帶。例如，在急流的山區小河的狹窄河漫灘上，常常只有漂砾和圓砾地帶，而常常甚至沒有砂質沖積物地帶（圖31）。在另一些情形下，也沒有漂砾、圓砾地帶；這時，河流直接在由堅硬基岩構成的河床中流動。在流經平原並具有緩慢水流和寬廣河漫灘的、而且不是發源于山區而是發源于平原的那些河流的河谷中，則常常沒有漂砾、圓砾地帶；直接在河床附近沉積的是砂粒，而有時甚至一開始就是粘壤土或粘土。河漫灘的地形也決定於沖積物的分布。由於最粗大物體在河床本身附近沉積的結果，這裡的地形稍微隆起，形成近河床長堤或長丘；逐漸遠離河床，地形朝著中央河漫灘的最低部分的方向逐漸下降，這個中央河漫灘延伸的方向或多或少平行於河床。因此，例如，在蘇聯歐洲部分中部地帶的那些



图 31 萨彦岭(东西伯利亚)山地河流的有云杉林的河谷

分布着河漫滩草甸的河漫滩上，近河床地带的特征，是由中生植物、半旱生植物和甚至某些旱生植物构成的高位草甸起着显著作用；逐渐远离河床，占优势的常常是中生的中位草甸；最后，在谷道区域内是含湿生植物的低位草甸。离开河床更远，地形重新隆起；最后，河漫滩遇到高耸的较老的阶地；在这一阶地之后，可能紧接着一系列的更老的阶地；这些阶地往上面就过渡到分水岭。在那个高耸的阶地之前，河漫滩常常重新降低；沿着这个较低部分，流动着一条与阶地平行的近阶地小河；而沿着这条小河又出现第二条砂质冲积物地带，叫作近阶地砂丘地带。在苏联欧洲部分中部地带平原河流的各个旧阶地上，我们已经看不到河漫滩草甸；在那里发育的通常是与该地带相适应的某一成型植被类型，就是说，在中部地带的南部是草原，在北部是森林或其衍生植被类型——森林采伐后的草甸，这些草甸具有很多不同于河漫滩草甸的特点。在基质和植被的特征上不同的河漫滩各个部分，也具有不同的年龄。在近河砂地上，常常发育着稀疏群落；但当我们离开河床进入粘壤质冲积物地带、后来又进入粘质冲积物地带的时候，我们在这里已经看到普通的“郁闭”群落（就是说，植物在土壤表面的盖度已经相当大的那种群落），这些郁闭群落常常是草甸群落或森林群落；这一点决定于水平带和各种不同外来条件。

这样看来，植物群落的演替也符合于河漫滩各个顺序部分的年龄变化。随着距离河床的远近，各个不同草甸类型分布的顺序性，符合于 B. P. 威廉斯所确定的生草过程的各个阶段，就是说：离河床较近处，在高位草甸上，匍匐冰草 (*Agropyrum repens*)、无芒雀麦 (*Bromus inermis*) 等等那样的根状茎禾本科植物起着显著的作用；离河床更远处，在中位草甸上，高株羊茅 (*Festuca pratensis*)、猫尾草 (*Phleum pratense*) 等等的疏丛禾本科植物占优势；最后，在低位草甸上，须草 (*Deschampsia caespitosa*) 等等密丛禾本科植物以及莎草科植物，起着不小的作用。

这样看来，植被演替和地形起源之间存在着一定的符合。И. М. 克拉舍宁尼科夫在草原带内非常详细地研究了类似的过程，这些过程导致显域的成型群落型的进一步形成；该作者 (Крашенинников, 1922) 作出结论，欧亚大陆的黑土带和栗土带的一切河谷具有同一种“地理循环” (географический цикл)。这个循环以河漫滩的最“幼龄”的草甸群丛和沼泽草甸群丛开始，然后导致碱土、盐土和盐化草甸，而后来再导致碱化草原群丛、草甸草原群丛和草原群丛。河谷的植被以这种方式越来越接近于河间地段 (分水岭) 的植被。

在河漫滩上，除了河漫滩草甸以外，河漫滩森林可能占显著地位，而在土壤水停滞的低地上，则是各种不同沼泽群落占显著地位。可以举出德聂伯河下游的河漫滩，来作为大河河漫滩生长大片森林的例子，这个河漫滩还非常广阔，而且具有无数的次级的溪涧、旧河床和湖泊；我们将引述 Д. Я. 阿发纳西耶夫 (Афанасьев, 1951) 对这个河漫滩的描述。与乌克兰和俄罗斯的南部某些其他类似河漫滩一样，这个河漫滩也叫作沼泽化河漫滩 (плавня)，在我们这种情形下是德聂伯河下游沼泽化河漫滩。这个河漫滩的宽度在不同地点上是不同的：它在 5 公里到 20 公里之间变动。在切割这个河漫滩的各条溪涧和支流之间，形成了四面为水所包围的所谓岛屿。每一个这样的岛

的中央部分通常較低，而且常常沼澤化，島的外圍較高；越接近德聂伯河高阶地，这些島屿地形的这种特点已經表现得較不显著。湖泊和溺谷的沿岸非常沼澤化；这里分布着芦葦、藨草、香蒲等等的植丛。可是，虽然河漫滩为溪澗强烈切割，但它仍然沒有丧失其完整性的一点特点。它的一般特点如下：近河床部分在很多地点具有隆起的地形，是由具草甸土的砂质冲积物（偶而是砂壤质冲积物）构成的。在河漫滩的近河床部分之后，出现一片广阔的較低的（波状地形較不显著的）中央部分；这一部分是由具沼澤草甸土和沼澤土的粘壤质冲积物（偶而是砂壤质粘质冲积物）构成的。較接近高阶地，沼澤化更为强烈。在所謂康斯卡亚河沼澤化河漫滩（在查波罗什州和德聂伯河溺谷之間）的东部，出现大片的砂丘地；这片砂丘地显然是砂质的高阶地（近阶地砂丘）的残余。这片砂地叫作大庫丘戈尔砂地和小庫丘戈尔砂地。它长草不多，而且松散。德聂伯河的泛滥以及由此引起的冲积过程（这些冲积过程的正确规律性常常受到小河的泛滥所破坏），对德聂伯河下游沼澤化河漫滩的植被发生极大的影响。在以5月上半期为頂点的洪水期内，沼澤化河漫滩的几乎整个地面都为水淹没；后来，水緩慢地退去，到7月初才退完；但在非常低洼的地点，水常常經常停滞，只有在干旱的年份內才干涸。在河漫滩的近河床部分，延伸着一条几乎連續的100—200米宽的地帶；这条地帶是由黑杨（*Populus nigra*）、欧洲白榆（*Ulmus laevis*）、柞櫟（*Quercus robur*）以及各种柳树（*Salix alba*, *S. triandra*, *S. acutifolia*, *S. cinerea*）构成的森林。在新的尚未为草本植被所占領的砂质冲积物和粉质砂质冲积物上，由于天然播种而产生了柳丛（主要是 *Salix alba*），有些地点还混有黑杨。后来，地形由于新的砂质冲积物或粉质砂质冲积物而繼續隆起；这时，柳杨混交植丛就为黑杨純丛所演替。此后，随着土壤的发育，黑杨林在某些地点为榆树群落所演替，在另一些地点为草甸所演替。进一步，植被发育和土壤形成的自然进程，导致榆林为榆櫟林所演替，最后为櫟林所演替；这种櫟林在这些条件下已經是成型群落型。可是，經過很长时间以后，在每一个这样的地段上，甚至在沒有类影响下也可能发生櫟林为草甸植被演替的过程。显然，在这种演替中，无论在河漫滩条件下的櫟林覆盖下的土壤形成过程的特点，以及河流泛滥和由此引起的其他因素（这些因素一起决定河漫滩的进一步发育），都可能起着作用。按照 Д. Я. 阿发納西耶夫（Афанасьев, 1951）的意见，德聂伯河下游的沼澤化河漫滩“基本上是在从前曾經有乔木植丛和灌丛的地点产生的，并且是由在淤积和植物丛生影响下变成草甸地段的那些沼澤发育成的”（第16页）。

## 二、风化作用和侵蝕活动

这是指包括风化和侵蝕連同风化物的运移的一个复杂的过程总体。在这个过程中，风化作用和侵蝕作用彼此密切交織，以致最好加以一起討論。这些过程在山区内进行得特別强烈。

在山地区域内，除了河流和經常有水的小河以外，暂时的水流也是常见的；这些暂时水流是在春季雪融期間以及在雨季内产生的。这些水流的活动，与河流的活动类似，本身兼有侵蝕过程和堆积过程。风化物和土壤形成产物，从山坡上部运移下

来，并沉积在山坡的下面的平缓部分。同一些产物从凸坡上运移下来，并沉积在凹坡上。在陡坡上，侵蝕过程占优势；而在缓坡上，特别是当它們直接位于陡坡下面，则堆积过程占优势。

除了水流的活动以外，山地运积物也由于山崩和摊方的結果而形成；山崩造成石质的缓坡麓积物（不动的）和“自身运动”的陡坡麓积物；摊方是指土块整个下滑（图32）。

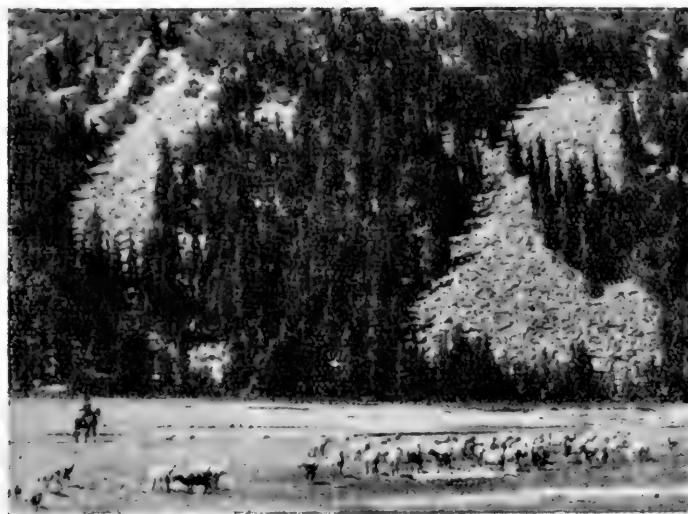


图 32 吉尔吉斯山区內的石质缓坡麓积物侵入云杉林中

山地运积物可以分为两个基本类型：洪积物（пролювий）和坡积物（делювий）。

洪积物是由从大石块到小角砾的岩石碎块构成的；而坡积物是由细土构成的，并混有腐殖质（如果运移的是土壤，而不是尚未发生土壤形成过程的基质），有时也混有粗骨。也象在河漫滩上那样，由较小颗粒构成的运积物，沉积于距离其侵蝕地点較远的地方，而由較大颗粒构成的运积物，则沉积于較近的地方。

如果坡脚过渡成山河的河谷，那末，坡积物逐渐为冲积物所代替，而在过渡带内可以看到混合的坡积冲积物，有时可以看到洪积冲积物。根据堆积物中所含的岩石碎块的特征，可以很容易把冲积物同坡积物及洪积物区别开来：在冲积物中，这些碎块是滚圆形的；而在坡积物和洪积物中，这些碎块是有棱角的，完全不是滚圆形的，或只是稍微滚圆的。

洪积物和坡积物的植被非常不同：在洪积的缓坡麓积物和陡坡麓积物上，我們看到植物丛生的最初阶段，它們以“稀疏”植物群落的状态出现；而在坡积物上，土壤通常发育，其上是郁闭植被（图33）。有时，坡积物本身已經不純粹是母质，而是从坡地上部运移下来的土壤。坡地及其上的植被的进一步发育，导致坡积锥和洪积锥的逐渐增大（主要是向两侧和向上增大）；同时，稀疏群落逐渐过渡成密闭群落，石质的陡坡麓积物和缓坡麓积物逐渐固定，变成细土，后来变成土壤。可是，人类活动，首先是放牧牲畜，特别是放牧绵羊和山羊，可能妨碍上述那些过程。放牧的牲畜用蹄破坏了



图 33 哈萨克斯坦山区内的森林上界附近的坡积物上的云杉林

正在产生的土壤，践踏了植被，因而减慢了坡地固定过程以及稀疏群落变成郁闭群落的过程。此外，无论牲畜放牧和森林采伐，有时都由于土壤完整性破坏的结果，而导致次生的陡坡麓积物和缓坡麓积物的产生。

侵蚀-剥蚀过程逐渐使山区地形的轮廓变得平缓，如果这样的平缓作用持续了数千年，就可能形成准平原(пенеплан)或剥蚀平原(денудационная равнина)；其所以叫作准平原，是因为那里总是有不大的丘陵和坡状起伏。在中亚细亚和墨西哥的山区内，有些地方分布着广大的准平原。不应当把火山高原和冰川地形平缓类型同准平原混淆起来(参阅下面)。此外，正象 B. Л. 李赤科夫(Личков, 1945)指出的，不应当把所谓山地剥蚀表面(горная денудационная поверхность)同准平原混淆起来，因为山地剥蚀表面是过去的河成阶地，后来由于造陆上升而加入分水岭的山岳，并与它融合在一起。山

地剥蚀表面分布于南高加索的某些区域，例如赞格祖尔省(亚美尼亚)东北部，在那里，典型的高原分布成级状，成为一些长的沿着山坡等高线延伸的阶地。

无论准平原以及火山高原和山地剥蚀表面，通常都蒙受风的干燥作用；此外，无论季节性的和昼夜的温度幅度在这里都很大。因此，这样的地形类型通常没有森林，而是分布着山地草原植被，或甚至半荒漠和荒漠植被；这一点更加增强这里气候的干旱和大陆性。

在冬季长久、严寒同时又缺乏降水的那些山地区域内，观察到所谓低温风化作用(морозное выветривание)；这种风化作用导致悬崖变成石块和角砾的杂乱堆积物。在高加索，这样的石滩构成亚雪带的典型属性；这条亚雪带位于海拔 2,900—3,000 米以上，上面与冰雪带接界。亚雪带的植被非常贫乏，表现为这种海拔高度所特有的草本多年生植物的一些独株星散分布的个体；这里的大片地面不但完全没有高等植物，而且有些地方甚至没有壳状地衣。在下面，亚雪带与郁闭高山植被带接触；这些高山植被是华丽的高山草甸和五花草甸。在东西伯利亚和苏联远东区的山区内，我们发现不同的情况。在这里，森林上界通常从上面镶着一条或宽或窄的偃松(*Pinus pumila*)密丛地带；在这些偃松密丛之上，在海拔平均超过 1,000—1,200 米不多的高处，开始是所谓霍尔兹带(тольцы)；这一带一直包括山区的最高点；在老爷岭，这些最高点在某些地方仅仅达海拔 1,800—2,000 米和稍微更高处。既然霍尔兹带直接位于偃松带上界之上，所以不能认为它是替代高加索山区亚雪带的垂直带。较正确的是认为它们在很大程度上替代了郁闭高山植被带；郁闭高山植被作为一个垂直带

在老爷岭根本不存在。在这里，郁闭高山植被主要以构成山地冻原景观的那些小灌木地衣灌原群聚和小灌木草本灌原群聚的状态，仅仅以不連續的大小的斑点出现在高原条件下；而坡度超过 10—15° 的一切坡地上，则布满石质的杂乱堆积物。这里是石块和杂色壳状地衣的领域；在这些石块和地衣中间，到处都出现一些从石块间空隙中伸出的草本多年生植物，有些地方则出现由贴近石块并呈现垫状类型的偃松树群构成的星散的前哨，以及出现灌原群落和草甸群落的小斑点。按照 И. П. 格拉西莫夫(Герасимов, 1958)的意见，东西伯利亚现代霍尔兹带角砾质覆盖物的绝大部分，是在古代冰川作用条件下形成的。如果是这样，那末，霍尔兹景观可以认为是从前某一时期起保存下来的残遗景观；在这个时期内，这样的海拔高处，部分有冰川作用，而部分没有冰川作用，但气候仍然比现代寒冷些。直到现在还继续发生的低温风化作用，使这种景观保持不大变化的状态(图 34)。



图 34 乱石堆上的偃松植丛。老爷岭(远东区)的高位山地

在北方区冻原带的平原上，也发生与冰冻影响有关的现象。发生冻裂的现象，在那里既遍及没有郁闭植被的地点，也遍及有整片植被和整层土壤的地段。结果，产生了特殊的小地形类型和相应的植物群落镶嵌性或复合性。

我們将在下面討論各个不同小地形类型的起源时，再回来談這個問題。

### 三、湖 海 活 动

在海和湖干涸或退却时，留下厚层的砂、圆砾、介壳和类似的物质。古海的坚实的砂质沉积物和粘质沉积物，形成所謂沉积岩：砂岩和泥页岩；而坚实的富有石灰的沉积物，则形成石灰岩和白垩岩。石灰岩、白垩岩、砂岩和页岩，后来在大多数情形下发生折皺作用，形成山脉。

这些山脉的年龄是第三紀、白垩紀、侏罗紀等等；因此，在这样的山脉上，有时还保存着较少变化的残遗的第三紀植物群落，或者保存着那怕是个别的残遗植物种。例如，在南高加索的极南部，朱尔法和维迪附近的不高的石灰岩山脉上，保存了佛利干

那状类型和荒漠类型的残遗旱生植被的发源地；在这种植被中間，可以遇到 *Thlaspi rostratum*、*Campanula minsteriana* 等等那样的残遗种（Горской, 1948）。

可是，在古老的地形类型上，并不永远保存着古老的植被类型。由于自然演替和人为演替的結果，古老的植物群落在很多情形下正在为起源較晚的其他植物群落所演替，或者已經被演替。例如，B. II. 马列耶夫（Малеев）在皮楚恩达（黑海沿岸）近郊所描述的由残遗种 *Pinus pithyusa* 构成的植物群落为櫟林所演替的过程，就是这样的例子；在那里，这种松出现在第三紀的不高的石灰岩山脉上。

由沉积岩形成的很多山脉的显著高度，可以用后来的山地折皺作用以及（在更大程度上）用造陆上升来解释。例如，有人认为，总高加索山脉上升到那么显著的高度，是在更新世才发生的；而在第三紀，这个山脉是比较不高的和在頗大程度上准平原化的山岳。后来的造陆上升，降低了它的侵蝕基准面，或者換句話說，增加了海拔高度；这一点导致强烈侵蝕过程的发展，重新破坏了它的輪廓的平緩性。

#### 四、冰 川 活 动

冰川（可塑性的积冰）的运动，象水的运动那样，伴随着侵蝕过程和堆积过程。冰川在沿着山坡向下移动时，把大量的較疏松的岩石运移到低洼处和坡地下部，造成較平緩的常常是緩波浪型的山区地形。較坚硬的岩石受到移动冰的磨蝕，常常形成所謂羊背石（бараньи лбы）。运动的冰川形成特殊的山谷，叫作冰川槽（трог），并形成边沿的阶地状形成物，叫作冰川槽肩（плечи трогов）。这些“阶地”过去是在冰川基准上的近河床部分；它們象河成阶地那样，是由于后来的造陆上升的結果而产生的，因而象河成阶地那样，是由运积物构成的，在这种情形下是由冰川运积物构成的。与河谷不同，冰川谷或冰川槽的下部强烈縮窄，因此，这样的谷呈槽状。

在与冰川活动有关的其他地貌要素中，除了羊背石、冰川槽和冰川阶地以外，我們还要指冰斗（кар）；所謂冰斗，是指較小的常常是椭圆形的盆状凹地，其中从前和有时现在（在山区高处）都充满雪和冰。最后，石质的杂乱堆积物，即所謂冰磧（морена），是冰川堆积活动的产物。冰磧是由不完全滾圓的石块連同过渡到砂粒和細土的类型构成的。冰磧伴随着冰川而产生，常常覆盖着广大的地面。冰磧后来发生水蝕作用，并重新分配，可能形成由圆砾构成的丘陵区域；这些丘陵在这些情形下已經是冰水起源了。不同于河流运积物，典型的冰磧具有稍微小些的碎块滾圓性。

在更新世，冰川活动特別广泛发展，那时候，冰川从山上下降，有些地方下降得比现代恒雪带界綫还低得多。现在，要判断过去的冰川活动，必須根据地形的特点，就是說，根据有无羊背石、冰川槽、冰斗（已經沒有雪）和冰磧。

冰川地形类型常常分布着較幼龄的植物群落。可是，这一点也不是經常可以观察到的，因为如果附近有較古老的但有生活力的植物群落，那末，这些植物群落可能扩大自己的面积，占领了过去与冰川活动有联系的地点。在科尔希达的马哈拉則市近郊，可以观察到这样的例子；在那里，阿札尔-伊梅列季亚山脉以北的低地，布滿大片的圆砾质的冰水沉积物和河流沉积物，这些沉积物形成丘陵区域。这里的最典型

群落是主要由 *Quercus hartwissiana* 和 *Q. imeretina* 构成的櫟林，它的草本层是由很多种构成的，这些种是欧洲北部和西北部的較典型的种，显然是在冰期内迁移到这里的。这些种是 *Sieblingia (Triodia) decumbens*、*Potentilla erecta*、*Succisa pratensis*、*Molinia coerulea*，它們在这里与很多南方植物一起生长，例如 *Azalea pontica*、*Dorycnium graecum*、櫟属的各个南方种和很多其他植物；然而，北方种的頗大优势，明显地表明这些群落的第四紀(冰期)年龄。虽然如此，但是在有些地方，基本上第三紀年龄的科尔希达混交林，从阿札尔-伊梅列季亚山脉的与这个区域接邻的各个支脉侵入这个区域；这个混交林含有 *Castanea sativa*、*Carpinus betulus*、*Fagus orientalis*、*Alnus barbata*、*Quercus iberica* var. *sorocarpa* 和 *Q. hartwissiana*，下木有 *Azalea pontica* 和 *Rhododendron ponticum*。

除了上述的科尔希达櫟林以外，山地松林也是与紧接着冰川作用后的时期有联系的植被的例子。固然，山地松林常常起着“火成”阶段的作用，这些火成阶段暂时演替了火烧迹地上的山毛櫟林或阴暗針叶林；但是此外，在山区内，例如在高加索(图舍季亚、捷別尔达、亚美尼亚北部)，还出现原生松林，这些松林在其組成上含有較北方植物区系的典型代表种，例如 *Pyrola* 的各个种(在亚美尼亚)、*Vaccinium myrtillus*、*Goodyera repens* (在图舍季亚)等等。高加索的某些松林和山地草原的典型的草原苔草 *Carex buschiorum*，也列入典型的近冰川类型(Клеопов, 1941)。

## 五、风的活动

风的活动也在侵蝕过程和堆积过程中表现出来。风蝕是指吹蝕 (развевание 或 дефляция)，而风积是指吹积(навевание)。风的活动形成下列的地貌要素：移动的砂丘(дюны)，較不移动的新月形砂丘(барханы)，几乎完全不动的非由砂构成而由粉粒和粘粒构成的土丘(буры). 例如，在阿塞拜疆共和国的里海沿岸平原上，就形成这样的土丘；这些土丘是由所謂盐土粉粒构成的，为在这些盐土上星散分布的盐生植物株丛所阻留；这些盐生植物主要是不大的灌木——盐节草 (*Halocnemum strobilaceum*)。最初，盐节草作为先鋒植物在溼盐土上出现。盐土的表层逐渐干燥，土质由于盐类吸湿性而稍微松胀，形成第二阶段，即所謂松陷盐土。风强烈地吹蝕松陷盐土的疏松表层；吹起来的盐土粉粒，被带到一定的远处，然后下沉，并在盐节草株丛的各个稠密枝条之間特別大量聚积着。每一株盐节草就这样逐渐填滿粉粒，形成起初高度不到1米的不大土丘。在这一阶段中，盐土叫作多土丘盐土。可是，为粉粒填滿的盐节草，并不立刻死亡，它形成新枝，仍然长期繼續生长，并重新聚积盐土粉粒。不过，这些土丘通常不会达到很高；它們逐渐坚实、下沉，并在表层中聚积少量的腐殖质；腐殖质的聚积，主要是由于在盐节草株丛下面找到避难所的小型短生植物周期性死亡的結果。此外，土丘的盐漬度也由于淋溶作用而減弱。当土丘坚实到一定程度的时候，盐节草开始死亡；这时候，土丘顶部出现其他的盐生植物，它們通常是小的灌木——里海盐爪爪 (*Kalidium caspicum*)。在多土丘盐土的这个发育阶段中，盐土不再大量扬起盐土粉粒，因为土质在各个土丘之間也已經坚实。因此，如果附近沒有

大量的盐土粉粒来源,那末,土丘就逐渐停止增大;后来,每一土丘开始由于下沉和坚实而逐渐降低;多土丘盐土开始平缓化。同时,盐渍度继续减弱。在这样的强烈下沉和非常坚实的土丘上,盐爪爪也死亡,并让位于第三个种;这个种通常是小灌木——具节猪毛菜(*Salsola nodulosa*)。

次一阶段是土丘的完全平坦化,少量的粉粒在各个土丘之间的继续吹积促成上述一点。这时候,具节猪毛菜完全消失,让位于决定成型阶段的那些种;它们通常是形成蒿类荒漠的 *Artemisia meyeriana*,或者是形成猪毛菜荒漠的 *Salsola dendroides*。在穆干草原、米尔荒漠以及阿塞拜疆共和国东南部的其他平原区域内,可以观察到多土丘盐土的起源连同其后来为成型群落所演替的上述情况。

砂丘的植物丛生,具有与盐土丘植物丛生类似的特点。在植物丛生的最初阶段中,占优势的是能适应疏松砂地的植物;后来,随着砂地坚实和固定以及土壤形成的程度,植被逐渐富有其他种;最后,演替导致该植被带的成型类型,就是说,导致森林、草原、荒漠植被等等的形成。

不但疏松的粉质基质或砂质基质会发生吹蚀,而且坚硬的石质岩也会发生吹蚀(图35)。虽然在这种情形下,吹蚀进行得极其缓慢;但在很长的期间内,吹蚀导致重要的结果。关于这一方面,各个不同科学家就哈萨克斯坦和中亚细亚的沙漠的起源所发表的意见,是值得注意的。



图35 外伊犁阿拉套山脉的支脉上的残丘

杜比扬斯基(Дубянский)、李赤科夫(Личков)和某些其他科学家,发表了关于这些荒漠主要由于冲积物(在冰川期内的湖海活动的沉积物)吹蚀而形成的看法。按照M. Г. 波波夫(Попов, 1940)的意见,在这些荒漠的形成中,第三纪-白垩纪高原石质岩的风蚀破坏活动,起着颇大的作用。波波夫根据下列的植物学分析作出上述结论:沙漠的大多数砂生植物,在发生上不是与河漫滩冲积物植物区系有联系,而是与石漠(гаммада)(附近高地的石质石膏荒漠)植物区系有联系。按照波波夫的意见,这一点还说明,哈萨克斯坦和中亚细亚的沙漠早在上第三纪,即冰期开始以前就形成了。该

作者引述 И. П. 格拉西莫夫(Герасимов)的著作, 后者确定, 北克茲尔沙漠是由于冲积物吹蚀而产生的, 而南克茲尔沙漠则是由于基岩风蚀而产生的。

在提到风的地貌学意义时, 还必须讨论黃土起源的問題; 所謂黃土, 是指粉粒占优势的厚层沉积物(类似于沙漠上的砂粒沉积物)。黃土在地球上广泛分布, 但在中国最为发展, 它在那里遍及 4 个省份。黃土起源有很多不同的假說: 河成假說或冲积假說, 冰川假說, 海成假說, 湖成假說, 坡积假說, 风成假說, 土壤假說或残积假說。这一切假說的詳尽批判分析, 是 B. A. 奥布魯切夫(Обручев)作出的; 他本人較为重視黃土风成起源。在反駁风成假說的反对者时, 奥布魯切夫在 1948 年写道: “任何人都不能否认风搬运砂粒, 以及砂粒形成砂丘和新月形砂丘那样的大片堆积物; 这些堆积物在亚洲、非洲、美洲和澳洲的海岸和荒漠上占据了大片的面积, 并表现为风成材料的巨大物体。然而, 风搬运大量粉粒(較輕的材料), 以及粉粒沉积成大片堆积物, 却受到很多人的全盘否定”(1951, 第 293 页)。奥布魯切夫指出, 中亚細亚和中国的很多地区内, 大气中灰尘很多, 根本不能仅仅用耕地土壤和道路灰尘的吹蚀来解释。大家知道, 荒漠常常出现尘暴, 而荒漠既沒有耕地, 也沒有道路; 粉粒从撒哈拉沙漠不但搬运到大西洋, 而且搬运到欧洲南部。此外, 奥布魯切夫还指出, 必须区别原生黃土(具有风成起源, 并通常形成极厚的沉积物)和各种不同的次生黃土性物质[由于起源极其不同(河成起源、坡积起源、冰川起源、海成起源等等)的細土的“黃土化”而造成的]。

不过, Г. А. 马弗里亚諾夫(Мавлянов, 1958)在他发表的关于中亚細亚的黃土和黃土性物质的巨大专题著作中斷定, 仍然不可以象 B. A. 奥布魯切夫那样, 认为真正黃土仅仅是风成起源的。在中亚細亚的中部和南部, 其中包括塔什干附近地区和戈洛德納草原地区, 普遍分布着洪积起源的黃土, 就是說, 由于为暂时水流从山区内搬运下来的石质碎块堆积物的风化和磨碎的結果而产生的黃土。这些黃土的厚度在 20—40 米之間变动, 在个别情形下超过 80 米。在形成这些厚层的物质中, 有許多为黃土所固有的典型特征, 例如, 高的孔隙度(达 46—59% 以上), 富有碳酸鈣和碳酸鎂(占这些物质重量的 50% 以上), 没有明显的成层性以及圓砾、小圓砾和砂粒的侵入体, 粉粒在土粒学組成中占优势, 有形成垂直结构单位并坍塌成斜面的能力, 較高的透水性, 以及由于盐类胶粘作用而产生的粘着力, 等等; 这一切有利于証明这些物质的确是黃土, 而不是黃土性物质。

Г. А. 马弗里亚諾夫还指出, 在浸湿的影响下, 在上面物体的压力下以及由于土壤形成的結果, 黃土可能丧失很多它固有的特性, 其中包括高的孔隙度。这时候, 它不再是黃土, 而变成黃土性物质。

大家知道, 黃土是苏联欧洲部分草原带的黑土下面的最主要的母质。早在 1899 年, II. A. 杜特科夫斯基(Тутковский)就提出下面的看法: 俄罗斯南部和乌克兰的黃土, 是由于芬兰-斯堪的納維亚大冰川在向北退却时留下的粘质砂质漂砾荒漠发生吹蚀的結果而产生的。可是, 奥布魯切夫认为亚洲荒漠是苏联草原带黃土的較可靠的来源。他区分出原生黃土的暖类型和冷类型。暖黃土是从与冰川作用无关的荒漠上吹来的, 而冷黃土的起源則是在冰盖进攻和退却时发生的。奥布魯切夫认为黃土不单

純是母質，而是特殊的土類；這種土類的特徵是粉質性，含很少腐殖質，而含很多碳酸鈣。黃土由於其孔隙性和含大量可溶性鹽類，而成為非常肥沃。在俄羅斯南部和烏克蘭的草原帶內，按照奧布魯切夫的意見，黃土起着埋沒土壤的作用，它的上面已經形成黑土。

中國科學家劉海蓬在其關於中國土壤的著作中，在中國西北部和北部劃分出特殊的黃土性土壤。這些土壤是植被和氣候對黃土性母質的影響不很大的那些乾燥和寒冷地區所特有的。此外，非常強烈的侵蝕作用，導致已經形成的土壤為風和水所運移。在這樣的條件下，土壤形成正在經歷“幼年階段”，土壤構造在很多方面接近於母質。只有上層才含有顯著數量的有機物質，上層的顏色稍微陰暗。

可是，很多土壤學家認為黃土不是土壤，而是特殊的母質；在這種母質上，土壤可能在植被影響下形成。不管怎樣，土壤下面的黃土，對土壤發生強烈影響，因而也對植被發生影響。例如，黑土的肥力不但決定於腐殖質在黑土中的高含量，而且決定於黑土的多粉質機械組成以及或多或少顯著的鈣含量。黑土的這些特性（順便指出，這些特性決定黑土的良好粒狀結構），在頗大程度上是由於黑土是在黃土上產生的。

至於次生黃土性物質，則它們在化學組成上可能是不同的。例如，E. M. 拉甫連科（Лавренко, 1930）描述了普羅瓦里斯克草原（頓涅茨山）地區內的無碳酸鈣黃土性物質由於頁岩風化作用而形成過程。在這種黃土性風化殼上，形成了羊茅針茅草原下面的薄黑土。

И. Н. 贝德曼 (Бедман, 1954a) 指出阿塞拜疆共和国东南部蒿类荒漠的灰褐色碱化土在单纯大气供水(而且极其少量)条件下发生的解除碱化和黄土化的过程。黄土化过程伴随着吸收性钠为钙所代替的过程以及蒿类群聚 (*Artemisia meyeriana*) 为蒿类马檣榔群聚 (*Capparis spinosa*) 所演替的过程。

## 六、火 山 活 动

火山活動基本上表現為堆積過程。火山噴出物，就是說，熔化的熔岩物質以及火山灰，在噴出地面時，在較大程度上聚積於地形低洼部位，因而造成地形的平緩化(平坦化)。因此，對於後來的侵蝕作用仍然來不及在充分程度上切割地形的那些較幼年的火山區域來說，地形平緩，並具有緩波浪型的輪廓。例如，由於第四紀火山活動而形成的亞美尼亞很多高原，就是這樣。構成這些高原的岩石，主要是安山玄武岩和火山凝灰岩。地形的高原特徵，使得該地非常迎風；那里的風主要是乾燥的，因為亞美尼亞山區四周幾乎是連續不斷的高山系，這些高山系限制濕氣流的進入。風的乾燥作用和土壤的相對幼齡（這裡土壤是在晚第四紀、而部分是在有史時期內才開始形成），妨礙森林植被在這些高原上發育。這些高原在較乾燥地區內（卡納凱爾高原）分布著蒿類半荒漠，而在較不乾燥地區內（列寧納坎高原）則分布著雜類草針茅草原。然而，這兩個高原在海拔高度上相當於森林垂直帶（列寧納坎高原則部分地相當於亞高山帶）。

很早就已經發現，冰川活動和火山活動有時形成相似的地形類型。這一點也可

以在亚美尼亚山区的某些地区的例子中看出来。在米斯汉山脉南部山麓附近延伸的广大阿巴朗高原，分布着黑土上的杂类草针茅草原（大部分已开垦破坏）。这些黑土主要不是在火山岩上形成的，而是在从阿拉格兹以及显然从米斯汉山脉搬运来并在第四纪沉积的冰川堆积物上形成的。除了这些土壤下面的母质的组成和特征以外，羊背石、冰川槽和冰川运动其他痕迹清楚表现的附近山区的冰川地形，也说明这些土壤的冰水起源。在开垦以前，阿巴朗高原为草原覆盖着，虽然这个高原也位于相当于森林垂直带的海拔高处。

幼年的火山地形在很大程度上是高原，在高原中间，有一些地方矗立着火山和岩盖的锥状体；而古老的火山地形则遭受了折皱作用和长期侵蚀，并具有另一种特征。此外，古老的火成岩还具有另一种岩类学组成；它们构成的很多山脉，在地形上现在与由页岩、砂岩和其他沉积岩构成的山脉类似。在亚美尼亚，例如，潘巴克山脉、贊格祖尔很多山脉等等就是上述那样的山脉。与熔岩高原和冰水高原不同，在这些山脉的植被中，起着巨大作用的是森林及其衍生植被（次生的佛利干那状植被）。

## 七、风化作用特殊形式的活动

虽然每一种风化作用都同时是物理过程和化学过程，但化学机制有显著特点的某些风化作用类型，应当划为特殊的类别，以区别于普通风化作用。我们将讨论其中的某些类型。

喀斯特活动可以理解为流动的地下水以及暂时的地上水流对石灰岩的淋溶作用。地下淋溶作用对于喀斯特来说是最典型的淋溶作用；这种地下淋溶作用引起地下溶洞（пустота）的形成，有时也引起崩塌，结果形成喀斯特溶斗（карстовая воронка）。皮亚蒂戈尔斯克（北高加索）附近的著名的“普罗瓦里崩塌区”，是良好的例子。发育的喀斯特区域的特征，是植被的不稳定性和五光十色，稀疏群落的显著作用，整片土壤的不存在。

火山岩的碳酸风化作用，是在自然界中颇为普遍的过程，它在亚美尼亚共和国的埃里温近郊表现得特别典型。埃里温位于锅形地中，三面与卡纳凯尔熔岩高原和诺尔克熔岩高原的高地毗邻。覆盖这些高原上的熔岩，主要是安山玄武岩，有些地方则在安山玄武岩中嵌入火山凝灰岩。这些岩石上面是棕色半荒漠土，其上发育着石质的蒿类半荒漠。

在埃里温的强烈大陆气候条件下，安山玄武岩的风化作用通常是在石块表面形成白色石灰结皮为开始的。后来，碳酸盐也在岩石的较深的裂隙和空洞中形成；随着时间的演进，岩石逐渐改变自己的黑色或暗灰色为白色，并变成特殊的碳酸岩。按照O.T.卡拉别江（Карапетян）的研究，这个过程的化学机制如下：安山玄武岩所含的钙，在风化作用时与空气的二氧化碳化合，形成碳酸钙；使二氧化碳成为溶解态的雨水，促成了上述一点。这样形成的碳酸风化壳，无论在石质裸地表面和在母质层中都可以看到。土壤层显然不但不妨碍，而且甚至促成直接位于土壤下面的熔岩层的碳酸风化作用，因为流经土壤腐殖质层的水含有更多的溶解态二氧化碳。

埃里溫近郊的熔岩高原的土壤，具有平均仅仅 25—35 厘米的厚度，其下面是石质母质。石质母质不是到处都在同等程度上发生碳酸风化作用。在水流急速的陡坡上，这种风化作用不大强烈；而在缓坡和平坦地点，风化作用则较为强烈，有时遍及坚实的安山玄武岩的整个岩层，使它们的钙浸透到颇深处。在这样的情形下，形成了非常坚实的、几乎不能为水和植物根所透过的碳酸岩层。

在另一些情形下，碳酸风化作用只遍及细碎或疏松的凝灰质母质，这时，母质层较不坚实；最后，在钙浸透了混有粘粒或粘壤土的圆砾或小石砾的情形下，母质层是完全疏松的。碳酸岩的这一切类型的当地名称叫作“基亚法尔”(кяфар)碳酸盐母质。土壤下面的基亚法尔碳酸盐母质，无论多么坚实，都不能对蒿类半荒漠植被发生显著影响，因为这个半荒漠的植物生根不深；但在土壤中有坚实基亚法尔碳酸盐母质的那些地点，在进行绿化工作时或在建立果园时，就必须用铁棍把坚实的基亚法尔碳酸盐母质加以捣碎，而在很多情形下要加以掘松。

紅色石灰土(terra rossa)的形成，是风化作用的一种特殊类型。典型的紅色石灰土出现于地中海气候的区域内；在苏联领土上，它在克里米亚半岛南岸表现得最显著。由于与古老的石灰岩有联系，紅色石灰土的年龄通常不迟于第三纪；因此，紅色石灰土上出现相应的残遗植物群落型：下层有残遗种的檜疏林，或者有时是具有同样特征的、由松属的残遗种构成的松林，特殊类型的櫟林，等等。可是，如果一定要在紅色石灰土上寻找残遗群落，则将犯错误。后来的演替（不論是自然演替和人为演替），在很多情形下导致这些古老类型为較幼齡类型所演替。

紅色石灰土本身并不是土壤，而是在石灰岩表面形成的疏松的紅色母质；然而，紅色石灰土的表面通常在某种程度上开始发生土壤形成过程。在这种情形下，无论紅色石灰土本身或者在其上形成的土壤，都不一定具有碱性反应，而在地中海气候条件下甚至可能是酸性的。H. H. 津斯-李托夫斯卡亚 (Дзенс-Литовская, 1941) 曾經詳尽地論述了紅色石灰土的形成化学机制和起源的各种现代观点。

还有一些其他特殊的化学风化作用类型；可是，这些风化作用类型的討論将超出我們这个簡短論述的范围以外。

## 八、生物起源的地形类型

生物有机体(植物和动物)活动造成的地形类型，叫作生物起源的地形类型。生物的活动在較大程度上涉及較小地形类型的形成；因此，我們将在有关小地形一节中加以詳細討論。在这里，我們将指出造成較大地形类型的生物活动的某些情形。水生植物和动物的死残体在水域底部的沉积，属于这样的过程；这些物质的沉积逐渐增高水域底部的基准，并影响到水域的演化。白垩岩和石灰岩是远古时代生物活动的結果。为击岸浪搬运到海洋岸上(例如在太平洋上可以观察到这种情况)的藻类死残体，也属于生物活动的产物。硝石和海鸟粪的沉积物也可以列入生物活动的产物。其次，所謂荒漠凹(ниши пустыни)的形成的某些情形，也可以认为是生物活动。曾經查明，荒漠凹不但可能借助于吹蝕的方式或者借助于为风搬运的砂粒的研磨活动的

方式而产生，而且也可能由于在悬崖表面生活的蓝藻(例如 *Gloeocapsa minor*)所聚积的硝酸盐对石质母质发生溶蝕的結果而产生(Одинцова, 1941)。

任何一个地貌过程都不能沒有生物因素的参加。較不稳定的未成熟的地形类型变成較稳定的成熟的地形类型的任何过程，都是在生物因素的大量参加下进行的；这些生物因素首先是固定地形类型和决定土壤形成的植被。在这里，应当以广义来理解植被，把它理解为既包括高等植物，也包括土壤微生物。构成不稳定的未成熟的地形类型的那些成分，是悬崖、陡坡麓积物、未固定砂地、新的近河冲积物等等。高等植物加速悬崖的破坏，它們在悬崖表面定居，根伸入裂隙；石块表面的地衣，有时还有藻类，也进行同样的工作。悬崖在破坏后形成的緩坡麓积物(不动的)和陡坡麓积物(易移动的)，在植物参加下加速細土形成和固定。就这样形成了固定的山区地形类型：有一定輪廓(平、凸、凹)的坡地。

## 九、人为起源的地形类型

人为起源(人类造成)的地形类型的学說，尚未充分研究。A. C. 捷甫达里阿尼(Девдарпани, 1954)的一篇簡短論文专门討論这个問題；他把人为起源的地形类型分为四类：人造地形，荒废地形，加工地形，应变地形。

人造(искусственная)地形类型是直接由生产工具造成的。这是指沟洼、堤堰、平整地段等等。它們在被废弃后，逐渐改变，变成荒废(одичалая)地形类型。曲流在过去曾經是直的、后来荒蕪的灌溉渠中的形成，是良好的例子。整直的河床，山区內沿着自然线条筑成的道路等等，可以作为加工(окультуренная)地形类型的例子。最后，应变(возбужденная)地形类型不是由人类直接造成的，而是人类活动引起它們的自然形成。例如，草原坡地和草甸坡地上过度放牧时产生的沟谷，由于森林采伐、陡坡放牧或开垦的結果而造成的土壤摊方等等，都属于这一类。

人为起源的地形类型在各个不同方面引起地植物学家的注意。例如，人造地形类型常常是外来植物出现的集中地点。铁道路堤在这一方面的作用特別显著。此外，在野生植被已經絲毫无存的地区內的旧的路堤和公路边坡，帮助恢复原来植被的景象，因为这些路堤和公路边坡常常能够出现一些植物群落，这些植物群落在某种程度上接近于該地区的显域群落、隱域群落或超域群落。沿着铁道的不許放牧和开垦的“征用地”，促成这样的群落的形成。

地植物学家在研究沟谷和摊方时，将在拟定固定这些地段的步驟方面作出自己的貢獻；除了某些建筑工程以外，这些步驟常常包括建造防护林和种草。

## 十、植被和小地形起源

按照 B. 凯勒尔的意见(Димо и Келлер, 1907)，小地形是指彼此短距离(从不到1米到几米)間隔着的一些不平坦部分。当然，小地形和較大的中地形并不是永远容易清楚划分的。另一方面，在小地形本身的范围内，也可能有一些在数量上不同的部位。某些科学家，例如 Л. Г. 拉孟斯基(Раменский)在这一方面还区分出更小的微地

形，这种微地形的各个部位不是用米来量度，而是用几分之一米（分米）来量度。可是，我們把微地形列入小地形，何况在山区条件下，微地形未必容易与小地形区分开来。小地形无论在輪廓上和在起源上都是非常多种多样的。把 C. C. 涅乌斯特魯耶夫 (Неструев, 1922) 建議的根据小地形起源而拟定的小地形分类法（經過稍微修改和补充）作为基础，可以区分出下列几种小地形。

平緩多丘小地形是由于小丘整平不彻底的結果而形成的，結果，浅的低洼部位与隆起部位交替出现。在荒漠上的多土丘盐土或新月形砂丘的植物丛生的一定阶段中，出现这样的小地形。

下沉小地形是由于淋溶或干燥以及土粒压实的不均匀作用而形成的。某些科学家认为草原上的“碟形地”和“浅洼地”属于这类小地形。有人认为，这些碟形地是为新运积物埋沒的古老的多小土丘（吹蝕）小地形的重新暴露；这样的见解較不可靠。这种见解是黃土风成起源理論的創始者之一 II. A. 杜特科夫斯基 (Тутковский) 提出的。杜特科夫斯基认为：在俄罗斯黑土草原上，化石荒漠的古老吹蝕穴埋沒于黃土之下。可是，正象涅乌斯特魯耶夫指出的，荒漠地形在这些区域的黃土性物质之下的存在，沒有得到證明。

新筑小丘小地形可能是在下列原因的影响下产生的：（甲）由于挖土动物的拨土工作的結果：旱獭，鼢鼠，黃鼠，蚁类等等。这种地点布滿很多这样的小丘，然后受到不完全的整平，結果呈现小丘和浅洼地的交替；（乙）由于砂粒、粉粒或粘粒吹积的結果；（丙）由于流动物质以及有时固态物质在冰冻影响下挤出或注出的結果。B. H. 苏卡乔夫用最后这种现象来解释所謂多丘冻原的产生。

多草丘沼泽干涸后的地点上形成的小地形。沼泽植物（首先是莎草科和灯心草科）的生草丛，是这里的草丘产生的最初原因。多草丘小地形有时也可能在草原上（特别是在山地草原上）由于細土在針茅和其他密丛禾本科植物的稠密生草丛內聚积的結果而产生。后来，如果这样的沼泽群落或草原群落为其他例如森林群落所演替，那末，多草丘小地形也可能在这些森林群落之下长期保存下来，作为已經发生的演替的証据。

植物丛生的悬崖和陡坡麓积物的小地形，具有不規則的凹凸不平的輪廓，是由于岩石碎块的不均匀风化并变成細土的結果而产生的。

小道小地形是在山区放牧场上由牲畜、特別是山羊和綿羊造成的。这种小地形与上一小地形类型結合起来，常常造成山坡的不規則阶梯状特征。

树根形成的小地形，在森林中发育，是由于接近土壤表面的树木大支根露出地面而造成的，結果，形成了长形隆起部分与低洼部位相間隔的网。

上述各种类型并沒有包括小地形产生的一切情形，这样的情形可能还很多。这仅仅是基本的最普遍的类型。

小地形的存在，促进植物群落的水平分化，就是說，促进小群聚（小群落）的产生。一定小地形类型的稳定性，促进相对稳定的小群聚的形成。可是，如果总是硬要把小群聚的分布与小地形联系起来，則可能要犯錯誤。小群聚可能在小地形完全不表现

的地段上形成；在这种情形下，小群聚的产生决定于某些其他原因，例如，林冠下的光斑和暗斑的间隔交替，个别树种对土壤的残落物层的影响的特点，某些草种的营养繁殖和种子繁殖的特点，等等。另一方面，也可能有相反的现象：尽管有小地形，但小群聚却没有表现出来，或者表现得极其微弱。例如，在偃松、杜鹃等等的非常稠密的植丛中，就发生这样的相反情形。在这样的植丛的覆盖下，光的几乎完全不存在是多么强有力的限制因素，以致很多其他因素，其中包括小地形，几乎完全不发生影响；这样的植丛的下层在水平方向上是相对均匀的。

## 十一、植被分布与当地地貌构造的关系的图表

这样的图表说明群落分布与地貌要素的关系，或更正确地说，与地貌要素复合体的关系；地貌要素复合体可以叫作地貌区。表 10 上举出的亚美尼亚共和国领土的这种图表，可以作为例子。

表 10 亚美尼亚共和国领土上的植被在各个地貌区内的分布的图表

海拔 高度 (米)	冲积平原	由沉积岩 构成的不 高的山脉 (假准平原)	山地剥蚀 表 面	火山高原	冰川地形	古火山岩和沉积岩构成的山岳		
						侵蚀产物运出 过程占优势的 地 区 (高度2,000— 2,200米以下)	侵蚀产物重 新分配过程 占优势的 地 区	
3,000	—	—	—	亚雪带植被(高位山地荒漠)				
				高山植被(高山毡状植被、高山草甸和草本草原)				
2,400	—	—	—	亚高山植被(亚高山草甸，有些地方强烈草原化，以及亚高山草原)				
1,800	—	—	山 地 草 原		山 地 草 原 和森林草原	亚高山森林和亚高山疏林 (由 <i>Quercus macranthera</i> 、 <i>Ulmus elliptica</i> 、 <i>Acer trautvetteri</i> 等等构成)		
1,200	—	—	—	—	—	佛利干那状植被，与旱生的 桦疏林和落叶 疏林 ( <i>Celtis caucasica</i> 、 <i>Amygdalus fenzliana</i> ) 构成复合体	山毛榉林 (在 贊格祖尔山脉 是鹅耳枥林)	
600	猪毛菜荒漠 和蒿类荒漠 ( <i>Salsola dendroides</i> 、 <i>Artemisia fragrans</i> )	残遗石漠和 佛利干那群落	—	—	—	—	鹅耳枥林和 檫东方鹅耳檫 林 ( <i>Quercus iberica</i> 、 <i>Carpinus betulus</i> 、 <i>C. orientalis</i> )	

举出的这个图表只是大致的情况，它需要进一步詳加修訂。然而，这个图表已經表明这类的研究具有何等的意义。这类研究的理論意义，首先在于它們闡明区域植被的发生和发育的历史；而这种图表的实际意义，则在于可以用来划定农业区和林业区。

# 第十一章 地植物学、生物群落学和生物地理群落学

## 第一节 生物群落学的基本問題

### 一、生物群落学的历史

生物群落学应当理解为关于生物群落的科学；在生物群落中，植物、动物和微生物发生相互作用。植物群落在本质上是生物群落的一个借助于某种抽象方法划分出的部分；这个部分如果没有动物群和没有无数微生物群落，实际上不能存在。

在苏联，生活本身要求生物群落学广泛普及，要求它与其他学科密切接触：森林学，地植物学，农学各学科，狩猎学等等。苏联地植物学家开始把自己的工作同生物群落学問題深刻地結合在一起。

“生物群落”(биоценоз)这一术语是德国动物学家莫比尤斯(K. Möbius)1877年在科学中使用的。这位科学家研究了德国海的牡蠣滩(海滩上的牡蠣群体)上的海洋动物群落，为这样的群落建議“Biocoenosis”这一术语，并把它确定为占据一定地段生活场所的生物总体。不过，莫比尤斯沒有強調指出，生物群落既是由动物构成，也是由植物构成的，他把生物群落主要看作动物群落。固然，他发现，浮游生物中所含的鼓藻和硅藻是牡蠣的食料，但是他在牡蠣滩上生活的非浮游的植物中，只发现大叶藻属(*Zostera*)和某些真紅藻类(Florideae)。

把生物群落看作相互作用的生物(包括动物和植物)的总体的思想，早在这个术语本身出现以前就产生了；必須认为查理士·达尔文无疑是这种思想的先驅者之一，他早在十九世紀三十年代就在《在贝格尔舰上的环球旅行記》\* 中叙述了自己的很多生物群落学观察。例如，达尔文在描述圣赫勒納島时，就提到，这个島上的高平原朗格伍德和德特伍德，早在1716年就分布着森林，当时叫作大松林，后来，森林主要在放牧猪和山羊的影响下消灭，这些地点就变成禾草放牧场。达尔文指出，这种“植物界大变革”(按照他的說法)的后果是8种陆生軟体动物的死亡，这一点也不能不影响到昆虫界。在达尔文的这些观察和叙述中，非常明确地刻划了植物有机体和动物有机体的生物群落学联系。在稍后写成的《物种起源》中，达尔文用了专门的一章來討論有机体之間的生物群落学联系，把这一章叫作《在生存斗争中一切动植物之間的复杂关系》。恰恰就在这一章中，达尔文多次叙述了猫的数量和花借丸花蜂(*Bombus*)传粉的植物的数量之間的关系这个已經成为非常普及的例子。这一点的解释如下：猫消灭田鼠，而田鼠本身又毁坏丸花蜂的蜂房和蜂巢。这样看来，在达尔文的文集

\* 达尔文著(周邦立譯)：《一个自然科学家在贝格尔舰上的环球旅行記》，科学出版社，1957年。——譯者注

中，我們虽然還沒有找到“生物群落”和“生物群落学”这些术语，但达尔文已經非常清楚地想象到这些现象的本质。

在俄国，生物群落学的起源也应当认为是十九世纪上半期，那时候，莫斯科大学教授、动物学家 K. Ф. 鲁里耶(Рулье)的著作开始出版。这位科学家号召研究动物的生活和动物地理分布规律及其与一切自然因素的密切联系：气候，土壤，植物界。

在《动物生活与外界条件的关系》这一著作中，鲁里耶(Рулье, 1852)指出：“在伏尔加河附近各省中，随着森林的大量减少，季节的特征也显著改变，夏季变得较热，冬季较冷；当然，这一点必然影响到伏尔加河附近的动物（至少是与伏尔加河附近地区有密切牵连的动物）的数量、质量和生活方式”。鲁里耶在他所讲授的大学动物学课程的大纲中，加入了这样的章节，例如《动物与同种动物的关系》，《动物与不同种动物的关系》，《动物与植物的关系》，《动物与土地的关系》，《动物与其他物理作用力（空气、温度、湿度）的关系》。鲁里耶对动物与植物的关系所作的解释，是我们特别感兴趣的。鲁里耶把动物和植物之间的相互关系分为下列几类：

直接相互关系：（1）动物生活于植物上；（2）通过营养的相互联系；（3）通过呼吸的相互联系。

反向相互关系：（1）植物生活于动物上；（2）植物借助于死动物而形成。

鲁里耶把最后一种相互关系首先理解为动物在腐殖质形成中的作用，以及动物在土壤一般地增加植物生活所必需的物质的过程中的作用。

B. B. 道库恰耶夫的著作对于生物群落学的观念在俄国的发展具有巨大意义。在1892年首次出版的著作《我国草原的过去和现在》中，道库恰耶夫用整整一章来专门讨论动物界，并涉及动物界与植被、土壤和气候的相互联系。在专门讨论调整俄国草原水利方法的第七章中，道库恰耶夫写道，必须设立从事研究我国自然界及其各个因素（土壤、气候、生物）的相互联系的科学研究所或委员会。

在外国，德国的达尔 (F. Dahl)、美国的克列门茨 (Clements) 和舍尔佛德 (V. Shelford)、芬兰的帕尔姆格伦 (P. Palmgren) 等人的著作，对生物群落学的发展作了显著的贡献。至于“生物群落学”这一术语，则它也象“植物群落学”这一术语一样，是加姆斯 (Gams) 在 1918 年首次建议的。后来不久 (1922 年)，克列门茨提出了“生物生态学”(bio-ecology) 这一术语，并以基本上相同的意义加以使用。克列门茨和舍尔佛德的《生物生态学》一书是一部重要的著作，它是植物学家和动物学家合著的，并在 1939 年和 1946 年出了两版。

在苏联，大量的生物群落学著作在二十世纪二十年代就已经出现；那时候，B. A. 多格尔 (Догель)、A. II. 符拉基米尔斯基 (Владимирский)、B. H. 贝克列米舍夫 (Беклемишев) 及其学生 [B. 巴斯金娜 (Баскина)、B. I. 顾多什科娃 (Гудощикова) 等人]、D. H. 卡什卡罗夫 (Кашкаров) 的著作，开始出版。在三十年代，在苏联出版了《生态学杂志》，后来，定期地出版了《生态学和生物群落学问题》论文集。这两种出版物在很大程度上专门讨论生物群落学问题。1931 年，B. H. 贝克列米舍夫的系统性论文《生物群落学的基本概念》出版，而在 1936 年，B. Ю. 佛里多林 (Фридolin) 的

值得注意的生物群落学专题著作《希宾山地区域的动植物群落（1930—1935年的生物群落学研究）》以单行本出版。Д. Н. 卡什卡罗夫的著作《环境和群落》（Кашкаров, 1938），是有关生物群落学（俄国和外国）的大量文献的第一部专题报告。后来，这部著作经过修订以《动物生态学基础》为题重版两次。

在研究生物群落学时，必须考虑到生物群落的结构（形态）、动态的特点，考虑到其中的生物在营养和很多其他方面的相互关系。我们将讨论其中最主要的问题。

## 二、生物群落的形态

正象植物群落那样，整个生物群落也具有自己的结构：植物和动物的某些种的多度，成层现象等等。在研究构成生物群落的各种不同有机体的数量作用时，使用的方法一般类似于地植物学方法，例如：样条和样方，各种计算方法等等。生物群落形态学中含有很多概念，在描述生物群落时必须加以熟悉。其中基本的概念如下。在每一地带内，由于各种不同的当地条件，存在着各种群落生境（биотоп）（即空间上表现的因素总体）；每一种群落生境都有自己的种的群聚，叫作生物群落。可是，各个种未必限于某一群落生境。有时，一个种甚至与不同地带的群落生境有联系。一个种所占据的那一部分生活场所，叫作种的生境<sup>1</sup>。生境本身是各个迁移生境（стация）的总体；所谓迁移生境，是指某一个种在其昼夜迁移、季节性迁移或年龄迁移的过程中访问的群落生境。例如，鵟（*Buteo*）在森林中营巢，而在田地上捕食。这样看来，鵟的生境是由两个迁移生境构成的：森林和田地。迁移生境的概念在这种含义上仅仅是与作为能移动生物的动物有关。

生物群落内部也可以划分为各层和各个小生物群落。生物群落内部的各种动物在各层中的分布，在文献中不止一次地提到；至于小生物群落，则这个概念仍然较不通用，虽然小生物群落在自然界中是极其普遍的。

在上面已经提到的 М. И. 萨哈罗夫（Сахаров, 1950）的著作中，描述了明斯克州涅戈列洛耶林场的真藓云杉林的各个小生物群落。该作者把这些小生物群落叫作群落要素（ценоэлемент），并指出它们在植被方面和在动物群方面的差异。例如，如果比较两个群落要素：第一个具有完全（1.0）郁闭度的云杉，第二个是在林隙地上，那么，我们将看到它们的残落物在动物群方面的显著差异。在云杉的稠密树群下，残落物主要由蜱螨目（Acarina）、蛛形目（Araneida）、腹足纲（Gastropoda）和多足纲（Myriapoda）居住着，而以蜱螨目占优势。在不大的林隙地的残落物中，蛛形目占优势，此外，也可以遇到腹足纲、蜱螨目、叩头虫（Elateridae）幼虫和蚯蚓。

很多动物具有由一层到另一层或者由一小生物群落到另一小生物群落的昼夜迁移、季节性迁移或者年龄迁移。很多啮齿类动物，例如林姬鼠（*Apodemus sylvaticus*），白昼大多生活于地面，而夜间则钻入地下洞穴中；它们可以作为由一层到另一层的昼夜迁移的例子。蜥蜴（Sauria）和很多蛇类（Serpentes）的地下洞穴的入口，常常不是

1) 在植物生态学和地植物学中，生境具有另一种含义，就是说，生境被理解为生长地点（无论是植物种或植物群落）的生态因素总体。

在露地上，而是在灌木株丛中；这些洞穴的居住者在捕食时爬出地面和灌木株丛的范围之外。这不单是由一层到另一层、而且是由一小生物群落（灌木株丛）到另一小生物群落的昼夜迁移的例子。很多鸟类白昼在灌丛中捕食，而晚上则飞到树木很高处。这也是由一层到另一层的昼夜迁移。很多昆虫在地下或在水中度过幼虫阶段，而其成虫则营地上生活方式；这是它们的年龄迁移（同时也是季节性迁移）。有多眼的哺乳类动物，表现出与各层或各小生物群落有联系的季节性迁移，等等。

### 三、生物群落的动态

在专门讨论植物群落的变化一章中，已经列举了这些时间变化的类型。在生物群落中，也发生这些类别的时间变化；然而，在生物群落中，还有非常显著的昼夜动态；由于这种动态，很多动物，例如上述的鼠，在一昼夜之间由一个生物群落转移到另一生物群落。B. И. 顾多什科娃（Гудощикова, 1928）在卡马河河谷中进行了动物在植物群落复合体中的昼夜迁移的值得注意的例子。该作者所研究的植被是木贼（*Equisetum heleocharis*）植丛和3种柳林（典型柳林、泥潭洼地柳林、草甸柳林）的复合体。在这4个群落的每一群落中，用捕虫网捕捉法每天几次采集动物，同时测定空气温度以及空气绝对湿度和相对湿度。在这种情形下，不止一次地发现，同一群落中每天不同时间进行的采集，获得不同的数字。例如，8月22日，在典型柳林中，动物群（软体动物、昆虫、蛛形类）的密度在上午11点最大，而在早晨和黄昏则平稳地减小。相反地，在草甸柳林中，11点30分观察的密度最小，而在早晨和黄昏则密度增大。在木贼植丛中，4点观察到的密度最大。在不同的动物类别方面，也观察到差异。例如，在木贼植丛中，在9点，软体动物和某些其他动物占优势；在4点，姬蜂（*Ichneumonoidea*）和叶蜂（*Tenthredinoidea*）幼虫等等占优势；在6点，姬蜂和叶蜂占优势。在上述著作中，绘出一些曲线，说明各个不同动物类别在几个生物群落中的昼夜迁移（图36）。按照该作者的意见，动物在一昼夜之间由一个生物群落（群落生境）到另一生物群落的转移，可能既是由于周围环境的变化，也是由于动物的与其营养特点有关的内部刺激而引起的。例如，在上午9点，典型柳林中比草甸柳林中冷些（冷0.2°C），因此，捕虫网捕捉100次的动物总数；这时在典型柳林中比在草甸柳林中少199个体。在11点，已经不是在草甸柳林中较温暖，而是在典型柳林中较温暖（暖1.6°C）；因此，在典型柳林中，动物比在草甸柳林中多451个体。

生物群落的季节性动态就其规模来说是较大的。我们将不再提到在前几章中已经描述的群落的植物部分的季节性变化，而只谈谈昆虫各发育期的更替、鱼类的回游、鸟类的移栖、冬眠等等那样的现象。很多动物夏季向北迁移，而冬季向南迁移；这些现象很久以来就引起人们的注意。例如，K. Ф. 鲁里耶写道，在冻原的范围内，熊、鹿和鸟类在夏季到来时，为了逃避蚋类（*Simuliidae*）而向北迁移。

在山地区域内，动物的季节性迁移也是大家知道的。例如，A. И. 庫連錯夫（Куренцов, 1953）描述了发源于老爷岭山区高处的乌苏里河支流比金河的多森林河谷中的许许多多这样的迁移。东北马鹿（*Cervus elaphus xanthopygus*）、麅（*Capreolus ca-*

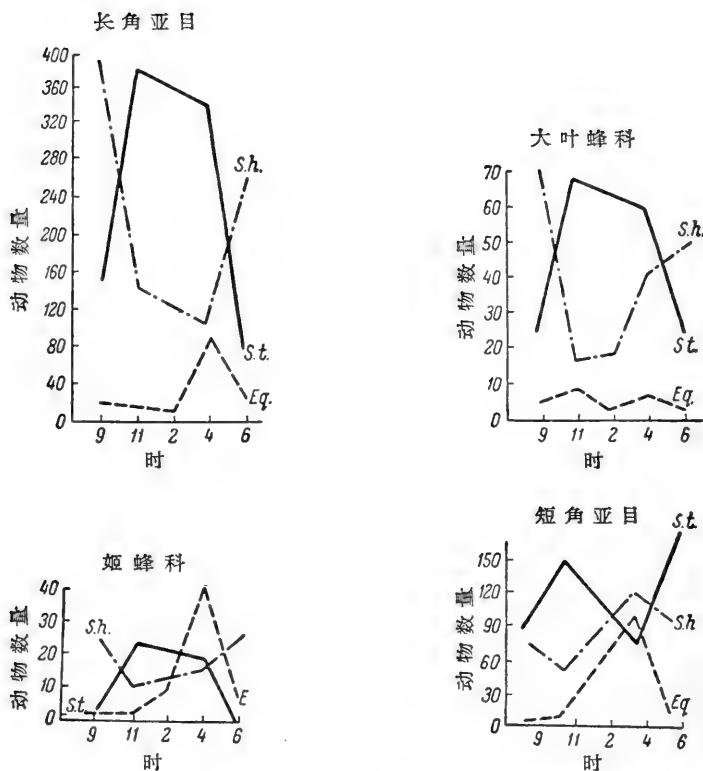


图36 某些动物群在各个不同群丛中的昼夜迁移

S. h.: *Salicetum herbosum*(草甸柳林); S. t.: *Salicetum typicum*(典型柳林); Eq.: *Equisetetum* (木贼植丛)。

*preolus*)、野猪(*Sus scrofa*)、銀鼬(*Mustela erminea*)、猞猁猫(*Felis lynx*)和某些其他哺乳类动物，部分地还有黃貂(*Martes flavigula*)和狗熊(*Selenarctos tibetanus*)，在夏季都沿着比金河轉移到上游很远处。某些鸟类也是如此。甚至迅速飛翔的鱗翅目(Lepidoptera)昆虫，在夏季也利用比金河的沙滩和开闊两岸，飞到上游。在这种情形下，这一切动物都由一个自然垂直带轉移到另一自然垂直带，就是說，由針叶闊叶混交林带轉移到冷杉云杉泰加群落带。在冬季，发生相反方向的迁移。这时候，不但針叶闊叶混交林带的动物向下轉移，而且冷杉云杉泰加群落的居住者也沿着比金河进到下游的很远处。例如，銀鼬、灰兔(*Lepus timidus*)、猞猁猫以及甚至黑貂(*Martes zibellina*)和狼獾(*Gulo gulo*)那样的动物，在冬季从河流上游进到中游，部分地甚至到达下游。可是，典型迁移生境在比金河上游的某些动物，不是在冬季进到很远处的平原，相反地，却是在夏季进到平原。駝鹿(*Alces alces*)就属于这一类；而且，这种动物沿着向平原轉移的道路，在到处遇到的含有都食(*Vaccinium uliginosum*)、酸果蔓(*Oxycoccus* sp.)、泥炭蘚等等特征植物的泥炭化落叶松林(马里群落)中栖息。A. I. 庫連錯夫还报导，在老爷岭，松鼠(*Sciurus* sp.)在夏季进到山区很高处的亚高山带，它們为那里的偃松种子所吸引。

生物群落的逐年动态决定于每年气象条件的差异。某些害虫的大量繁殖或迁移那样的现象，都属于生物群落的动物群的逐年动态。

生物群落的局部演替。在这里，也象在植物群落方面，可以区分出自然演替和人为演替，并在这两类演替中再区分出顺序演替和突然演替。稀疏和郁闭的植物群落的生物群落学描述，是一个值得注意的问题。当稀疏植物群落是植被形成的尚未稳定的最初阶段的时候，这些稀疏植物群落在其动物群方面也是较不稳定的。可是，这个问题仍然完全沒有研究。生物群落在其环境为生物群落本身所改变的影响下的演替过程的研究，是非常值得注意的。我們將不再討論环境为生物群落的植物部分所改变的问题（这一点已經在前几章中討論过了），而将談談动物的这种影响。

蚯蚓和其他土壤动物的土壤形成作用非常巨大。达尔文早就发现并描述了蚯蚓的土壤形成作用。后来，很多其他科学家也从事研究土壤动物对土壤形成过程的影响。M. C. 吉里亚罗夫（Гиляров, 1947a, 1947b, 1951）对这个问题作了特别詳尽的研究。在克里米亚南岸的 terra rossa 型的紅色土中，根据吉里亚罗夫的資料，多足綱（Myriapoda）的肥马陆（*Pachyjulus flavigipes*）是少数有机残体分解的基本动力；这种动物在这里所起的作用类似于蚯蚓在其他土壤中的作用。可是，与蚯蚓相反，肥马陆并不在深处隐蔽，而通常蜷缩于石块和其他掩蔽物的下表面之下；它们的粒状排泄物很容易为雨水淋溶出去。吉里亚罗夫认为这是克里米亚紅色石灰土腐殖质层微弱发育的原因之一。还发现石灰岩为腹足綱（Gastropoda）的排泄物所破坏的情形，其他科学家也描述了这一点。

根据 H. A. 狄莫（Димо, 1945）和 T. A. 拉沙克（Лашак, 1954）在中亚細亚的荒漠和半荒漠上的研究，等足目潮虫亚目（Oniscoidea）的 *Hemilepistus* 亚属，是在土壤形成过程中的基本动力之一；这些潮虫在那里代替了蚯蚓；它们生活于荒漠的生荒土中，在那里挖掘垂直洞穴，深达 70—100 厘米。它们把土粒和排泄物带到地面；这些排泄物的分析表明，排泄物也含有土粒。此外，这些潮虫也象蚯蚓那样吞食土壤，并使土壤通过自己的胃。根据 T. A. 拉沙克的研究，潮虫的排泄物是水稳定性相当大的团聚体。把它们放在水中，它们在几天之内保持原来的大小和形状；而土壤团粒在水中则很快就破坏。由这一点可以清楚地看出这些潮虫在荒漠和半荒漠土壤的结构形成中的作用。根据拉沙克的計算，潮虫在最活动的时期内（从 7 月到 9 月），搬运到地面的物体，按每公顷折算，是 1 吨排泄物和 0.5 吨土壤。由此可见，这些潮虫在土壤形成中的作用极其巨大。

在一篇概述性的論文中，吉里亚罗夫（Гиляров, 1951）强调指出土壤动物的巨大数量。例如，小型的节肢动物（蜱螨目和弹尾目）的数量，常常是每立方米几十万个，而在森林土壤中有时达每立方米一百万个。土壤动物在土壤中钻成孔道，增高土壤通气，因而促进好气微生物学过程的优势。此外，动物把土壤中的植物残体磨碎，加速这些残体的分解。该作者还提到 II. A. 柯斯特切夫（Костычев）的試驗；这些試驗表明，在沒有土壤动物的情形下，一定試量的叶子分解得非常緩慢，以致甚至 4 年后还可以辨认叶的结构。在使同样試量的叶子沾染蕈蚊（Mycetophiloidea）幼虫的情

形下,叶子在一个月內就变成无定形的黑色物体,在外表上完全类似于黑土。

曾經确定,土壤动物不但促进腐殖质以及連同腐殖质一起的各种矿物质在土壤中的聚积,而且以分泌各种不同刺激剂的方式在生物化学上影响植物。A. И. 茲拉哲夫斯基 (Зрачевский, 1957)在其专门討論蚯蚓和某些其他土壤动物作为森林土壤肥力因素的一部值得注意的著作中写道: 在各种不同蚯蚓的躯体内,含有固醇以及在紫外綫作用下变成維生素D的維生素原那样的刺激物质。同一种蚯蚓的这些物质的含量,决定于蚯蚓的食物的特征。例如,桦树叶不能促进固醇在蚯蚓体内的聚积,而櫟树叶,特別是尖叶槭叶,則大大增加这些物质在蚯蚓体内的含量。蚯蚓的粪石(排泄物)也含有刺激物质。A. И. 茲拉哲夫斯基的领导下在乌克兰共和国科学院森林研究所(基辅)中举行的試驗表明,不同乔木树种的种子对粪石的存在发生不同的反应。例如,在加上粪石时,云杉、落叶松和洋槐的种子的发芽率都大大提高,相反地,樺树种子的发芽率則大大降低。

一般說來,土壤动物对各种不同植物的雕落物的不同反应的問題,对于了解某一生物群落的发育來說是非常重要的。因此,我們將引証該作者关于雕落物蝇 *Neosciara modesta* 的資料。这是一种很小的昆虫,长大約 3 毫米,栖息于阴暗林冠下的残落物中。它在幼虫期內越冬; 在个别时期內,土壤上层(达 3—4 厘米厚)密密布滿这些幼虫。A. И. 茲拉哲夫斯基在一些玻璃杯中放了湿砂,在每一杯中的湿砂上覆盖了 5 克的枯叶,并在这些玻璃杯中举行了培养幼虫的試驗; 試驗表明,不同树种的枯叶对于幼虫的适口性是不同的。例如,榆、小叶椴的叶很适口,柞櫟、山毛櫟、樺的叶和松的針叶几乎不适口。一切供試的灌木的叶为幼虫全部吃光。在灌木以及榆和小叶椴的叶下面,砂的表面覆盖着密密一层粉质结构的黑色的腐殖质化物质。按照該作者的意见,双翅目(Diptera)的幼虫对灌木雕落物的选择能力,是很多科学家和实践家观察到的关于灌木在櫟林中能改良土壤的事实的原因之一。

各种不同挖土动物的活动以及牲畜放牧,对土壤的影响也很大。

在某些情形下,植被在动物影响下的演替进行得非常迅速。例如,在高加索山区內,在斑叶羊茅 (*Festuca varia*) 占优势的高位山地草原的某些地段上,蚁类引起斑叶羊茅让位于沟叶羊茅 (*Festuca sulcata*) 的局部演替。蚁类居住于斑叶羊茅密草丛的内部,磨碎这种植物的茎基部和根,把草丛变成疏松的蚁堆(蚁堆边沿呈花边状); 本来在草原上处于稍微受抑制状态的沟叶羊茅,就茂盛起来。

动物引起生物群落的演替,或者加速这些演替的速度。例如,在南高加索的某些地区內,观察到鼠类大量食用櫟树槲果,因而造成櫟林为鵙耳櫟林或其他森林所迅速演替的条件。

相反地,在另一些条件下,动物促进某些植物的繁殖。例如,在美洲西北部,松鼠在花旗松 (*Pseudotsuga taxifolia*) 的繁殖中起着作用。在 1891 年大火灾之后,霍夫曼<sup>1)</sup> (Hoffmann) 在 1919 年計算到每英亩 40,000 株花旗松实生苗; 这些实生苗是由为松鼠埋入土中因而逃避火灾的种子长成的。

1) 轉引自 Д. И. 卡什卡罗夫 (Кашкаров, 1933) 的著作。

引种,即对某些生物群落来说完全新的动物种的人工引入,引起这些生物群落的极其显著变化。H. A. 马库森科(Макушенко, 1950)报导了关于生物群落演替的值得注意的資料;这些演替是由于一种宝贵的毛皮兽麝鼈(*Ondatra zibethica*)在苏联水库中定居而引起的。麝鼈第一次放入苏联水库中,是在 20 年前;在这段时间内,这种动物被人移植并自己迁移于苏联一半领土以上。

麝鼈的高度繁殖能力,它在各水库中的高度集中,它食用植物饲料的巨大数量(每天摄食 250 克,有时更多),——这一切引起植被的强烈破坏。例如,在西西伯利亚的各水库中,位于水生植物植丛深处的每一个麝鼈巢,周围是一片不大的无植被的水面;这片水面的半径是 3.5—5 米,这里的水生植物纯粹是被吃光。水生植物数量由于麝鼈食用而减少,改变了水库沼泽化的速度。此外,水生植物的数量和分布状况的变化,也对鱼类的生存条件发生有利的影响,因为这些变化改良水库的气体状况,加强水的透光度。这一切引起鱼类数量的增加。当麝鼈在水面食用水生植物的时候,留下很多食物残体,这些残体逐渐分解,增加了作为大多数鱼类基本食料的浮游生物的数量;这些情况也促进鱼类数量的增加。麝鼈在苏联水库中的出现,还把吃麝鼈的捕食性动物吸引到这里。例如,如果說,在西西伯利亚的森林草原上,主要吃鼠类的狐(*Vulpes*),从前主要栖息于田地上和小片森林的边沿,那末,由于麝鼈的出现,狐开始大多居住在水库周围的芦葦丛中。开始聚集在这里的,还有狼(*Canis lupus*)以及吃麝鼈的猛禽——白头鹤(*Circus aeruginosus*)、白尾海雕(*Haliaeetus albicilla*)、鹰(*Milvus korschum*)等等。

土壤微生物在生物群落生活中起着巨大的作用。大家知道,威廉斯确定了森林、草原和草甸的土壤中的微生物学状况的差异的基本特点。这些差异是在植物的某种占优势的生物学类型的影响下产生的,但它们决定土壤形成过程的特征,并且本身通过土壤形成过程而对高等植物发生作用。土壤微生物在含于动植物体内的一切最主要有机物质(蛋白质、碳水化合物和脂肪)的分解中,具有很大意义。微生物把这些复杂物质分解成较简单的、能为高等植物所利用的物质,因而实现了这些物质在自然界中的循环。

土壤微生物在土壤腐殖质形成过程中积极起着作用。E. H. 米舒斯津(Мищустин, 1948)在研究各个不同自然带的土壤中的腐生细菌的组成时,确定,土壤有机物质的分解在各个不同阶段中是由有一定顺序性的各种不同微生物来实现的。这种顺序性以无孢子微生物的活动开始,而以孢子微生物的活动结束。由于这一点,南方土壤比北方土壤含有多得多的孢子微生物。

在所谓根际中(在直接位于根附近的土壤中)发育的微生物,对于高等植物具有特别重大意义。植物根分泌各种不同物质,影响根际中某些微生物的发育。最后,还有一些微生物,生活于高等植物的根本身上,引起小根瘤在根上的形成。豆科植物、胡蘿蔔和某些其他植物的根瘤细菌,就属于这一类。菌根的真菌在高等植物的生活中、因而也在由这些高等植物构成的群落的生活中,起着极大的作用;高等植物处于与这些真菌的共生生活中,并且在很多情形下(专性菌根营养植物)如果没有这些真

菌就不能正常生长和发育。

寄生真菌給予高等植物的損害,是大家都知道的;在这一方面,寄生真菌与菌根真菌相反(虽然也存在着共生现象和寄生现象之間的过渡情形)。寄生现象和腐生现象(以在某种程度上分解了的有机体残体为营养)之間的过渡情形,也是大家知道的。奥布明斯基(Obminski, 1956)举出所謂密环蕈(*Armillaria mellea*)作为这种“相对寄生菌”的例子。这种真菌生活于伐除树木的根上、森林残落物中等等,基本上营腐生生活方式。可是,如果它的菌絲体的菌絲在土壤中生长时,遇到活树的根,那末,这种真菌立刻轉变为寄生营养。菌絲体不但从根中吸取营养物质,而且在根皮层下面形成交織物,切断正常的树液流动,促成乔木死亡。

在土壤中,不但有有益的微生物,而且有引起高等植物病害的有害微生物。另一方面,根分泌物可能对各种有害土壤微生物发生极不利的影响。有害的土壤微生物也可能受到其他土壤微生物的抑制。

生物群落在非外来动物,即該生物群落固有的动物的影响下的演替,应当列入順序演替。不是固定在某一群落中栖息,而是在一定季节內有规律地进入該群落中的动物所引起的各种演替,显然也必須列入順序演替。与順序演替相反,动物(例如蝗虫、毛虫,有时还有鸟类和哺乳类)的灾难性“袭击”引起的各种演替,則应当列入突然演替。其他自发因素(例如河流泛滥)引起的演替,也是突然演替。但是,既然河流泛滥是每年或每隔几年有规律地重复发生,所以甚至在由于河流泛滥而引起的演替中,也必然有順序演替(整体发生演替)所固有的某些特点。还有这样的情形:演替最初具有突然的性质,但后来,突然因素在或多或少长久的期間內逐漸消除,群落进入順序演替的时期,一直到新的突然演替为止。生物群落的这种动态,对于河漫滩來說是特別典型的。A. И. 庫連錯夫(Куренцов, 1953)指出了远东区比金河河谷砂滩上的树丛的生物群落演替。在观察在不同时間产生的各个砂滩时,可以有充分根据地认为这些砂滩是其上的生物群落的演替的各个不同阶段。不久以前才从水下露出的砂滩上的幼龄柳林的密丛,具有自己的典型动物区系。在这里生活的昆虫,有跳甲(Halticinae)、綠象虫(*Chlorophanus viridis*)和树蝗;而在这些柳林的砂质土壤上栖息的,有小型的步行虫(Carabidae)和蚁类。經過几年后,如果浅滩在这个期間內沒有冲刷掉,那末,柳林将固定并长高一点。泛滥对它們來說已經不危险,因为土壤已为根固定。到这时候,动物群将較为丰富。在叶上生活的,已經不只是小型的鱗翅目幼虫,而且有較大型的鱗翅目幼虫,例如盲天蛾。在鞘翅目昆虫方面,可以见到伤害柳树小干的杨象虫,以及橙叶甲。后来,生物群落的发育导致所謂河谷森林(沿河森林)在柳林地点上形成,这些河谷森林富有朝鮮杨(*Populus koraiensis*)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)、黃檗(*Phellodendron amurense*)等等那样的落叶树种。动物群的进一步演替也逐漸发生。

在比金河下游的河谷森林中,已經出现鱗翅目的美尺蛾、核桃天社蛾,以及鞘翅目的花螯(Canthonidae)、步行虫(Carabidae)、齿小蠹(Ipidae)的某些种等等。

上述的演替經常处于泛滥的影响下。各种不同森林杂物(为水所搬运,并有时被

阻留在树干上离土壤表面的很高处)在树上留下的涡纹,可以说明这一点。

动物的活动可能造成某些非常重要的演替,其中包括能影响整个带移位、因而发展成一般演替的那些演替。B. B. 奥布拉茲錯夫(Образцов, 1956)曾经进行了捷尔庫里草原的詳細的生物群落学研究;根据他的資料, 黄刺条(*Caragana frutex*)、矮扁桃(*Amygdalus nana*)、草原酸櫻桃(*Prunus fruticosa*)和刺李(*Prunus spinosa*)侵入草原的过程(可以把它看作森林自然进攻草原的第一阶段),完全是由于动物活动引起的。挖土的啮齿类,首先是旱獭、黄鼠,特别是鼢鼠,破坏草原生草层的完整性,因而使灌木和乔木的实生苗容易存活。此外,这些动物通过皮毛、爪,特别是消化道,把这些灌木和某些杂草的种子散布开来。

显然,如果不考慮到野生动物的影响,就根本不能解决森林和草原的自然相互关系的問題。人类减少野生动物区系的数目,因而也改变各个植物群落的相互关系,并且还破坏各个整个带的自然相互关系。

灌木以及后来乔木在动物活动影响下侵入草原的过程,应当列入哪一类演替呢?既然这些动物不是森林群落的成员,而是草原群落本身的成员(虽然在放牧时它们有时也进入附近的森林边沿),所以不可认为这样的演替是突然演替(或者按照B. H. 苏卡乔夫的說法,外因演替)。显然,这种演替应当列入順序內因生态演替,就是說,列入为草原生物群落本身的活动所决定的演替(但該草原生物群落的活动不是孤立的,而是在附近有与草原生物群落处于相互联系中的森林的情形下发生的)。这里的全部問題在于正确了解局部和一般、部分和整体的密切相互联系,在于了解任何一个植物群落、任何一个生物群落都不能孤立地存在。此外,上述的例子还表明,把外因演替作为純粹决定于外界因素的演替而单独划出,是不可靠的。群落的突然演替则是另一回事;这些突然演替无论在自然条件下和有无人类活动的結果,当然都是能够观察到的。

在外国,生物群落的局部演替的研究,大概是在美国进行得最为广泛。在那里,也象在研究植物群落的演替那样,演替顶极理論占压倒优势。人們在已經达到“稳定化”状态(演替頂极)和尚未达到稳定化状态(演替系列群落)的植物动物群落(plant-animal community)之間,划了一条清楚的界綫。采用作为植物动物演替頂极的基本单位的,是“生物群系”(biome 或 biotic formation)。生物群系大多被采用作很大的单位。例如,北美洲普列利群落的一切頂极群落,合并为一个生物群系,并按照植物的基本优势种和动物的所謂基本强力种(influent)的名称来命名,叫作 *Stipa-Antilocarpa Biotic Formation* (Clements a. Shelford, 1946)。

无论在研究植物群落和在研究植物-动物群落的时候,美国科学家都区分出所謂正常演替系列(prisere)和后成演替系列(subsere)。正常演替系列是在植被首次定居的新生境内开始的,例如砂质运积物、粘质断崖、裸露悬崖等等。后成演替系列是在已經成型的群落受到某种外界因素破坏之后,例如在采伐、火烧或淹水之后,在次生的地点上产生的。他們认为,在同一个地点,各个不同的正常演替系列和后成演替系列都可能导致同一个頂极群落或生物群落。在正常演替系列中,这样的生物群落

形成,而在后成演替系列中,这样的生物群落复原(从前曾经受到破坏)。美国科学家非常注意同一个生物群落的趋同发生(在各个不同正常演替系列中)或趋同复原(在各个不同后成演替系列中)的情形。在上面提到的克列门茨和舍尔佛德那部著作中,有一个值得注意的图表,表明在印第安纳州北中部描述的几个正常演替系列的进程中的趋同。这个图表引自 1913 年出版的舍尔佛德的著作《美洲温暖区域内的动物群落》。我们把这个图表复制于图 37。这个图表表明 5 个不同的正常演替系列,其中一个在砂丘上开始,第二个在粘质裸地上开始,第三个在河流浅滩上开始,第四个在

砂质高地	粘质高地
杨	裸露基质
1. <i>Cicindela</i> <i>lepidia</i>	1. <i>Cicindela</i> <i>limbalis</i>
短叶松	扶移
2. <i>C. formosa</i> <i>generosa</i>	2. <i>Polygyra</i> <i>monodon</i>
黑櫟	杨
3. <i>Cryptoleon</i> <i>nebulosum</i>	3. <i>Polygyra</i> <i>monodon</i>
白櫟-黑櫟-红櫟	弗吉尼亚鵝耳櫛
4. <i>Hyaliodes</i> <i>vitripennis</i>	4. <i>Fontaria</i> <i>corrugatus</i>
红櫟-白櫟	红櫟-山核桃
5. <i>Cicindela</i> <i>sexguttata</i>	5. <i>Cicindela</i> <i>sexguttata</i>
山毛櫟-槭	
紅背蝶螈	
<i>Plethodon cinereus</i>	
山核桃-红櫟	樟-軟槭
5. <i>Cicindela</i> <i>sexguttata</i>	5. <i>Plethodon</i> <i>cinereus</i>
榆	白榆-白櫟
4. <i>Panorpa</i> <i>venosa</i>	4. <i>Pyramidula</i> <i>striatela</i>
茶条槭	风箱树
3. <i>Helodrilus</i> <i>caliginosus</i>	3. <i>Asellus</i> <i>communis</i>
柳	香蒲-藨草
2. <i>Succinea</i> <i>ovalis</i>	2. <i>Chauliodes</i> <i>rastricornis</i>
豚草	睡莲
1. <i>Tetragnatha</i> <i>laboriosa</i>	1. <i>Musculium</i> <i>partumeium</i>
河漫滩	浅水池

图 37 印第安纳州(美国)的趋同演替 (引自 Clements a. Shelford, 1946)

浅水池中开始，第五个在深水池中开始。每一演替阶段都用一个或几个植物种和一个动物种来标志。在图表的左上角，我們看到砂丘上的演替系列以甲虫 *Cicindela lepida* 伴生的杨树丛开始；这种甲虫的消灭与杨树的消灭大致在同一时候。短叶松 (*Pinus banksiana*) 的野生苗出现于老杨树的阴影下，并由另一种甲虫 *Cicindela formosa generosa* 伴生着。后来，在已經逐漸死亡的松树中間，出現黑櫟 (*Quercus nigra*) 的野生苗；而昆虫的典型代表种則是 *Cryptoleon nebulosum*。此后，在黑櫟中間出現白櫟 (*Quercus alba*)，以及与它一起生长的椿象 *Hyaliodes vitripennis*。后来又出現紅櫟 (*Quercus borealis*)，最后形成生物群系：含蠍蟬 *Plethodon cinereus* 的由山毛櫟和槭构成的森林。其余四个演替系列也导致含这种蠍蟬的同样森林；而且，其中几个演替系列在生物群系(演替頂极)以前的各个演替阶段方面是相似的。

在分析这个图表时，必須首先指出，这里的趋同当然是相对的、不完全的。由山毛櫟和槭构成的森林，不是一个群丛，而是整整一个群系，或者至少是一个群丛組，其中包含 10 个以上的不同群丛。該书作者指出，山毛櫟-槭演替頂极至少出现于 12 个不同的土类，其中包括砂丘砂地上的土壤。仅仅根据这一点，就可以清楚地看出(虽然該书作者在这一方面沒有提到)，在 5 个演替系列的每一个中，形成的山毛櫟-槭群丛，都不同于在其余 4 个演替系列中形成的山毛櫟-槭群丛。我們的另一个反对意见不但涉及該演替頂极，而且涉及一切演替頂极。我們把演替頂极不是解释为演替頂极，而是把它們解释为成型群落，这些群落的发育和演替今后还繼續进行，但仅仅暫时較为緩慢而已。虽然如此，但这个反映“相对趋同”的图表非常值得注意和可資借鏡。它表明，在同一些气候条件下，局部演替的各个系列可能形成在頗大程度上相似的群落，这些群落属于一个群系，或甚至属于一个群丛組。

我們还要指出，美国科学家的生物群落或生物群系的分类，与植物演替頂极的分类一样。生物群系直接分为各个群丛，再下面是群相(faciation)、組合(society)和其他单位，这些单位不但与植被单位同名，而且在意义上与它們完全相符，因为不同的植被也有其相应的不同动物群。生物群落的单位符合于植物群落的单位，并且不但在植被方面，而且在动物界方面以及微生植物区系方面，都可以說明特征；这样的划分原則是可以同意的。植被可以利用作为把某一生物群落列入一定群丛时的指示者；这一点是正确的，因为相同(名副其实相同)的植被必然也具有在頗大程度上相同的动物群和微生植物区系。

生物群落的一般演替(长期演替)，在頗大程度上是以研究现代生物群落的规律性为基础而确定的。达尔文在南美洲一个地点发现了已經絕灭的非常巨大的食草哺乳类动物的化石；他作出結論：在远古时代，这些地点具有荒漠的特征，至少是草原特征，而不是森林特征，因为极大的动物，例如印度犀 (*Rhinoceros unicornis*)、河马 (*Hippopotamus amphibius*)、长頸鹿 (*Giraffa camelopardalis*) 等等，现在完全不见于森林。

在亚美尼亚的某些现在无林的地区(謝凡、达拉拉盖茲)，发现森林动物的残体(鹿角、貂头骨等等)；这些发现使我們可以确定这些地点过去有森林。

可是,在根据动物化石来复原过去植被的时候,应当稍微小心些,因为特别是在人类较少居住的条件下,发生着动物由一个自然带到另一自然带的广泛的周期性迁移,这一点应当考虑到。C. B. 基里科夫(Кириков, 1955)在苏联地理学会第二次會議上的报告中,报导了非常有意义的資料。基里科夫提醒人們注意,在十九世紀初期和更早的时候,很多草原动物向北移动,进入森林带,进到比现在更远得多的地点。某些科学家曾經用当时是較温暖和干燥的时期来解释这一点,但同时又忽略一个事实,即当时也有很多森林兽类(駝鹿、熊、狼獾等等)和森林鸟类迁移到比现在更远得多的南方。例如,早在 120—160 年以前,在敖德薩的放牧地上发现了琴鸡(*Lyrurus*),而沿着庫班河和乌拉尔河下游則出现河狸 (*Castor fiber*)。草原动物和森林动物的較普遍分布,正象基里科夫推測的,是由于它們个体数目很多;这一点引起了較广泛的季节性迁移的必要性。此外,某些森林动物过去进入遙远南方的草原帶內,也是因为森林当时在草原帶內所占的面积比现在大得多。

生物群落的演化的問題还完全沒有研究。在过去的年代內,在苏联,植物群落演化学說已經奠定基础,但生物群落演化的問題还没有人认真从事研究过;直到在 B. H. 苏卡乔夫(1944)的一篇系統性論文中,才出现有关这个問題的最初一些提法。苏卡乔夫用下面的話說明生物群落的演化:“这个过程是在以地质年代計算的极長期間內在地球表面发生的,它的內容是某些生物群落学关系在生物圈中的逐渐形成,这些生物群落学关系现在仍然是某些生物群落型所固有的。这个过程在很多情形下与植物和动物的各級分类学单位(种及其他)的系統发生有着不可分割的联系:这个系統发生本身也在頗大程度上受到含有該种的生物群落造成的生物群落学条件所制約和控制”(第 219 页)。苏卡乔夫把这个过程叫作群落系統发育,但我认为最好把它简单地叫作生物群落的演化。

生物群落演化理論的拟定,必須伴随着以演化原理为基础的生物群落分类法的拟定。现在仅仅在植物群落方面,而不是在整个生物群落方面,作了这样的尝试。

#### 四、生物群落中的营养相互关系

这些問題研究得极为充分;生物群落学著作的大多数作者都特別注意这些問題。在研究这些問題时,所謂食物鏈(цепь питания)的确定是首要的任务。这个术语表示一些有机体以另一些有机体为食物的那一有机体系列。在食物鏈的一端是某一类植物,在另一端通常是巨大的捕食性动物,而居間的各个环节则是食草动物,而有时是某种較小的捕食性动物。可是,实际上,单独的食物鏈沒有充分真实的內容,因为在每一生物群落中,总是有許多食物鏈,它們常常以极其复杂的关系而彼此联系起来。几个相互联系的食物鏈的这种初步結合,叫作食物循环(цикль питания)。

各个不同科学家,例如 Д. Н. 卡什卡罗夫(Кашкаров)、В. Ю. 佛里多林(Фридлин)、舍尔佛德(Shelford)等人,編制了一些非常值得注意而且有时非常复杂的图解,来表示从中亚細亚荒漠到极北区的极其多种多样的生物群落中的食物鏈和食物循环。这种图解的一个例子见图 38。在这里,我們看到,一个生物群落具有多么复杂

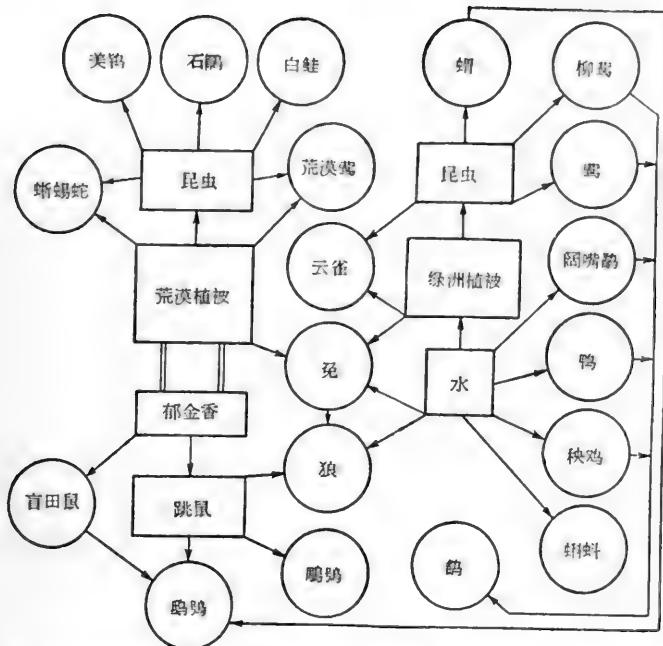


图 38 中亚细亚别特巴克达拉的荒漠生物群落中的营养相互关系的图解  
(引自 Кацкаров, 1933)

的营养相互关系。

从图解上可以看出,这些相互关系的大部分具有直接的性质。例如,昆虫同食虫鸟类、蜥蜴和蛇之間的联系,就是这样。另一些联系不是直接实现,而是間接实现,即通过一些其他直接联系而实现。例如,昆虫和兔之間、昆虫和狼之間的联系是間接的,而昆虫和食虫的猾之間的联系則是直接的。

还有这样的情形：某些昆虫和不是吃这些昆虫的动物之間的联系，虽然不完全是直接的，但仍然是十分密切的。A. И. 庫連錯夫(Куренцов, 1951)举出这种联系的值得注意的例子。在沿海边区(苏联远东区南部)，那里生活的食蚁狗熊，喜欢吃郁李(*Prunus maackii*)的果实，在采食果实时，常常大大损伤郁李的树。可以遇到一些树，它們的那些本来位于树頂附近的枝条，折断并密密地鋪在树枝分叉之間，好象大鸟巢一样。受到狗熊强烈损伤的这种树，吸引了齿小蠹，其中一个种伤害韧皮部，另一个种伤害木质部。庫連錯夫还举出一个值得注意的例子。在同一些乌苏里森林中生长的枫樺(*Betula costata*)，在受到风的机械损伤时，流出很多汁液因而吸引了大量的昆虫和熊。还有这样的情形：狗熊本身损伤樺树，以便饱食甜树液。后来，甲虫的樺树棘脛小蠹(*Scolytus*)就沾染为狗熊强烈损伤的树，并导致这些树的最后干枯。

动物或植物的某一个种在群落中所占据以及該种在食物鏈中的作用所决定的地点,叫作小生境(ниша)。同一个小生境在一个生物群落中可能为动物或植物的一个种所占据,而在另一生物群落中则为另一个、但在作用上与前一个种相似的种所占据。

食物循环把各个相邻的、而有时也把各个隔离的生物群落联系起来。大生物群落(макробиоценоз)的概念就是这样产生的；在大生物群落的内部，我們才划出各个生物群落的界綫。这里必須附带提一下，在大生物群落中，統一整体的各个特点比在大植物群聚或植物景观中表现得更加显著。这一点要这样来解释：动物作为能运动的有机体，特別是或多或少大型的哺乳类动物以及鸟类和飞行昆虫，很少局限于一个生物群落，而通常在各个不同生物群落的范围内具有几个迁移生境。这样就增加了較大单位、即大生物群落的統一性。很多鸟类每年从热带飞到北方地区然后飞回，很多鱼类每年在产卵期内遙远回游，——这样的现象甚至造成各个彼此远隔的、在地理上和生态上极其隔絕的生物群落之間的联系。这一点使某些科学家有根据把地球的整个生物圈看作一个最大的“生物群落界限”(предел биоценозов)(Фридolin, 1936)。

另一方面，不可把生物群落同与它有联系的非生物界对象划分开来，例如，秋天緩慢死亡的草本植物地上部分和树叶可以說明这一点；这种死亡伴随着微生物学过程，在这些过程中，一些微生物在本身死亡时，順序地让位于另一些微生物。

能量从生物群落的一部分轉移到另一部分的过程，是营养动态的基础；而且，有机物质合成的能量，就是說，主要是太阳輻射的能量，是能量的最初来源。

生物群落中的生活过程，一方面伴随着能量的积累(光能合成和化能合成)，另一方面伴随着能量的消耗(由于呼吸和細菌分解的結果)。能量积累和能量消耗之間的某种相互关系，标志着生物群落演替的方向。如果能量积累超过能量消耗，那末，这样的演替导致富养化，就是說，导致有机物质以死的貯藏的形态而聚积。例如，湖泊植物丛生时的富养沼泽，就是这样产生的。然而，如果能量消耗占优势，那末，就产生寡养生物群落；而在能量积累和能量消耗之間保持暫时的相对平衡时，则产生中养生物群落。

## 五、昆虫和花的相互关系

看来，可以认为这些問題比生物群落学中的任何其他問題在更大程度上受到充分研究，因为自从很久以前，昆虫和花的相互关系就吸引了科学家們的兴趣，而且有大量的文献专门討論这些問題。可是，在这样的研究工作中，还很少采用生物群落学观点。然而，恰恰要用生物群落学观点来闡明这些复杂现象，才能作出很多的貢献。在这一方面，B. IO. 佛里多林(Фридolin, 1936) 及其同事們在希宾山的苏联科学院科拉基地附近进行的工作，值得人們特別注意。例如，他們研究了各个不同生物之間的那些借助于传粉媒介的飞行昆虫而实现的相互联系。佛里多林在研究丸花蜂(*Bombus*)和花之間的相互关系时，作出了結論：丸花蜂的同一些种，通常不但采訪各个不同生物群落的花，而且采訪各个不同地帶的花，不但采訪森林帶的花，而且采訪山地冻原帶的花，因而要飞越相当大的距离。在采用生物群落学观点来对待整个这一問題时必然产生的另一問題，是确定传粉昆虫同生物群落其他动物的相互关系。佛里多林举出了希宾山的 *Psithyrus* 属的丸花蜂寄生蜂；这些寄生蜂本身并不飞翔以采集花蜜和花粉，而是生活于其他丸花蜂的巢中，食用丸花蜂寄主所采集的貯藏物。

某些蝇类和寄生蝉蛹也是丸花蜂的共居者。此外，希宾山的丸花蜂也有天敌；蛛形目的蟹蛛科(Thomisidae)，以及鸟类的噪鶲(*Perisoreus*)和鶲科(Muscicapidae)。

昆虫和花的联系并不限于花蜜和花粉的利用以及传粉。某些昆虫，例如在希宾山很多的蚁类，经常咬坏花的各个不同部分；而且，蚁类在采访某些植物时，对在这些植物上遇到的蚜虫实行“挤奶”，因而确定了植物和蚜虫之间的一个新的间接的食物链。某些花成为各种不同小昆虫的防风和防寒的避难所。

## 六、生物群落中的其他相互关系

昆虫和花的相互关系在本质上也基本上是营养相互关系，因为昆虫采访花朵主要是为了食用花蜜。蚁类传播某些植物的种子，也是与营养有关的。在中欧阔叶林的各种草本植物中，白屈菜(*Chelidonium majus*)、附体鵙不食(*Moehringia trinervia*)、欧细辛(*Asarum europaeum*)、中型百蕊草(*Thesium intermedium*)、治癒草(*Ficaria verna*)那样的植物，都在种子上有特殊的附体——油体，可以作为森林蚁类的食料(Obminski, 1956)。热带的森林咬叶蚁(Attidae)，是大家知道的；这些蚁类把某些植物(通常是灌木)的叶咬成小块，并在自己的巢上把这些小块搬运到蚁穴中。在蚁穴中，这些蚁类咀嚼这些叶子小块，并把它们吐出于专门清扫过的场所。在这种柔软的叶物质中，蚁类栽植真菌 *Rozites gongylophora* 的菌丝体，这种真菌类似于伞菌科(Agaricaceae)的鹅膏(*Amanita*)。蚁类细心地照顾自己的真菌菜园，进行除草，但不容许真菌形成子实体。真菌在这些对自己不正常的生活条件下，不是形成子实体，而是形成营养性的棒状突起，类似于球茎甘蓝的球，因而叫作拟茎体(коиль-рябня)。这些棒状突起就成为蚁类的食物(McDougall, 1935)。

可是，除了动物与植物以及动物与动物的营养相互关系以外，在生物群落中，还观察到与营养没有直接联系的各种各样相互关系。例如，上面已经提到的植物彼此的影响，以及植物借助于根、叶(特别是雕落叶等等)的某些分泌物而对在土壤中生活的动物发生的影响，就是这样。

在各种动物之间，也存在着与表现一定本能有关的相互关系。松鸦(*Garrulus glandarius*)用自己的鸣声向全部森林动物群警告危险，例如警告人类临近，这样就使动物群有可能及时躲藏或者逃到远处；这些事实是大家知道的。

A. A. 纳西莫维奇(Насимович, 1954)在其已经出了三版的一本引人入胜的科学普及小册子《达呼尔草原》中，报导了一些极其值得注意的资料。该作者在观察把捕获物带回巢中给小雕的雕(*Aquila*)时，指出，虽然雕巢附近有雕喜欢吃的大量食物——旱獭，但这些猛禽不在这里捕猎，而飞到离巢很远处，有时达5—10公里远处。在雕巢周围大约300米的范围内，任何一个旱獭都没有被触动，所以旱獭可以在离雕巢近在咫尺的范围内安静生活。A. A. 纳西莫维奇还举出其他类似的事实，说明雕和其他猛禽不但不触动其居住处附近的各种小鸟和啮齿类动物，而且保护它们不致受到从其他地段侵入这里的猛禽的侵害。例如，雕在自己的特殊“禁猎区”内不但不容许红隼(*Falco tinnunculus*)、普鼬(*Putorius eversmanni*)、雪鼬(*Mustela nivalis*)和

其他小猛兽的侵入，而且也不容许其他的雕侵入。在猛禽（雕、鵟）的巢周围，都有特殊的禁猎带。我们附带提一下，在这些禁猎带内，动物区系的组成当然保持得较为丰富和多种多样；这一点也促成很多禽兽在草原上更好保存和繁殖，因而也不能不影响到植被。

美国科学家麦克杜戈尔（W. B. McDougall）在其极其著名的《植物生态学》中（这本书在1935年出了经过B. B. 阿略兴校订的俄译本，并在1949年在美国出了第四版原文本），把营养共生和非营养共生区别开来。麦克杜戈尔把共生理解得非常广泛，他把营养共生和非营养共生都再分为合体共生（conjunctive symbiosis）（一种有机体直接在另一种有机体上生活，但没有寄生关系）和离体共生（disjunctive symbiosis）。该作者甚至把牛和草之间的关系那样的相互关系理解为离体共生，这样已经远远超出共生的公认概念的范围之外。把共生理解为两种密切而经常接触的有机体的同住，这样的同住关系对双方都有益处，而不是单方面有益处；这样理解较为妥当。因此，例如，把藤本植物和它缠绕或攀缘的乔木之间的相互关系认为共生（麦克杜戈尔把这样的相互关系列入合体共生），是未必正确的。可是，伊格勒（Egler, 1951）写道，麦克杜戈尔的“无所不包的共生”对科学思想作了宝贵的贡献，虽然可能有些夸大。麦克杜戈尔的著作决定了美国生态学中的一个特殊学派，即所谓共生植物生态学（symbiontology）。

## 七、生物群落的地理

生物群落地理学非常值得注意，但现在还很少研究。在进行这种研究时，可能产生这样的问题，例如确定替代生物群落（внешний биоценоз），就是说，确定在彼此隔离的各个地理区域内的相似生物群落。某些生物群落的分布区的研究，也极其值得注意；这已经接触到生物群落历史的问题：一些生物群落的残遗性质和另一些生物群落的现代性质，等等。最后，生物群落的分布区谱（ареалогический спектр）的研究，就是说，构成生物群落的各种动物和植物在分布区类型方面的分析，可能提供宝贵的結果。这样的研究工作主要仅仅在群落的植物部分中进行过。

在涉及群落动物部分的分布区类型的各种著作中，可以举出E. M. 沃隆错夫（Воронцов, 1954）的《苏联欧洲部分混交林鸟类的生态地理分析的尝试》。该作者研究了东自基洛夫州和科斯特罗马州西至白俄罗斯各地区和加里宁州的苏联欧洲部分整个中部地带的混交林、针叶林和落叶林的21个林型中的鸟类的种类组成。他按照分布区学原则把上述研究地区的全部鸟类分为两个类型：（甲）欧洲阔叶林动物区系类型，（乙）泰加群落动物区系类型。沃隆错夫认为第一类型在欧洲较为古老，而第二类型在欧洲平原范围内则属于冰前期的年龄。

在附图上（图39），标明21个森林群落型（该作者通常把它理解为相近森林群丛组）的每一群落型中的某一动物区系类型的鸟类的绝对种数。其中一些林型仅仅出现于研究区域的西部，例如，该作者仅仅在白俄罗斯的波列谢遇到鹅耳枥林。含櫟树的林型，既出现于西部，也出现于中部，但在东部直到高加索就完全不出现。含松

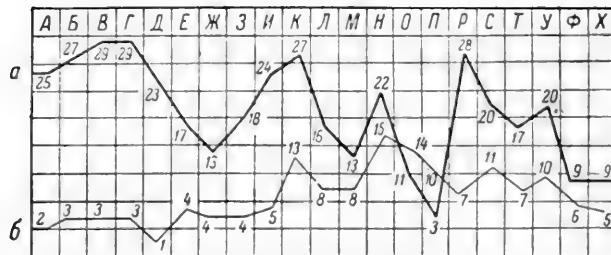


图 39 苏联欧洲部分的森林中的两个动物区系类型的鸟类的种数(绝对数字)  
(引自 Воронцов, 1954)

a. 欧洲动物区系类型； 6. 泰加群落动物区系类型。

A. 鹅耳枥林； B. 鹅耳枥-櫟林； C. 河漫滩櫟林； D. 分水岭櫟林； E. 檉林； F. 檉杨小叶林； G. 云杉鹅耳枥林； H. 云杉櫟林； I. 云杉闊叶混交林； J. 含櫟的云杉林； M. 含椴树下木的云杉林； N. 云杉冷杉林； O. “朔赫拉群落”(河漫滩云杉林)； P. 真蘚云杉林； Q. 松櫟林； R. 松云杉林； S. 含云杉层的松林； T. 浆果灌木丛生的干燥松林； U. 地衣松林； X. 沼泽松林。

树的林型,无论在西部和东部都在同等程度上出现,而云杉林和云杉冷杉林在研究区域的极西部则没有为该作者所发现。

从图解上可以看出,欧洲动物区系类型的鸟类在各种櫟林中(即在“河漫滩櫟林”林型和“分水岭櫟林”林型中)的种数最多(29种)。松櫟林占第二位(28种),云杉闊叶混交林占第三位(27种)。相反地,欧洲动物区系类型的鸟类在真蘚云杉林中的种数最少(只有3种)。

泰加群落型分布区的那些鸟类的种数,在各个林型中的分布情况则完全不同。它们在“云杉冷杉林”中最多(15种),其次是在沼泽云杉冷杉林(该作者用当地名称“朔赫拉群落”加以命名)(14种)、云杉闊叶混交林(13种)和松云杉林(11种)。这样看来,泰加群落型分布区的鸟类被吸引到云杉和冷杉起着显著作用的森林,欧洲型分布区的鸟类被吸引到櫟林;这样的规律可以看得很清楚。此外,在一个林型中,即在云杉闊叶混交林中,两个分布区类型的鸟类的总种数最多(40种)。显然,这个林型在生态上无论对于鸟类的泰加群落种和对于鸟类的欧洲闊叶林种,都是十分有利的。

上面已经指出,沃隆错夫作出结论:在欧洲平原中部地带内,闊叶林的动物区系较为古老,这个动物区系早在第三纪就在当地形成;而泰加群落型的动物区系则是在较晚的冰前期和冰川期内而且大概是从它的乌拉尔山地残遗发源地传布开来的。泰加群落直到现在仍然从东西伯利亚泰加群落通过西西伯利亚继续侵入。在这种情形下,鸟类的泰加群落种的分布,与在森林中占优势的闊叶林型为混交林型和阴暗针叶林型所演替的过程,完全联系起来。沃隆错夫创立了**散布理论**(теория расселения),并根据森林鸟类的地理规律性加以验证。这个理论的内容如下:每一个种仅仅在其产生的初期,才在群落中占有自己的特殊地位,占有自己的生态小生境。而后来,如果条件逐渐变得对这个种有利,这个种的个体数目大大增加,那末,这个种逐渐具有扩大自己的生态的能力,并超出初级生态小生境的范围之外,占据次级的小生境。这一切暂时只在该种最初产生的那一区域内发生。但是,过了一些时候,该种在其产生

的区域內所能到达的一切地点，已經为它所利用。那时候，該种就开始散布到它的最初分布区以外。在这种情形下，发现一个值得注意的规律：种在散布的时候，在新区域內占据着自己的最初小生境，象該作者所說的，遵守着“那些曾經使它成为新种的最初和最本质的生态忠实性”（第 12 页）。由此可以得到一个在方法論方面非常重要的結論：一个动物种具有最广闊生态幅的那一地点，就是“該种的分布中心”，而在分布区的外围，种严格保持最初小生境。可是，只有在加上一个附带条件时，上述的論点才可以被接受：在产生的最初期，种也严格保持一个生态小生境。否則，該作者就与他自己的上述結論矛盾了。

种在“分布中心”的广闊生态幅，可能表现在各个小生态类型的大量产生，而这些小生态类型后来就为新亚种树立开端。例如，噪鶲(*Cractes infaustus*)起源于东泰加群落；这个种的 14 个亚种有 11 个出现于西伯利亚，这一点証实了上面的論断。

各个自然带的生物群落学描述，是一个重要的問題。在昆虫区系方面，С. И. 梅德維捷夫(Медведев, 1954)在乌克兰的森林带、森林草原带和草原带內进行了这样的工作。首先，該作者举出了他所拟定的下列的乌克兰昆虫分类法：

#### 旱 生 种

- (1) 荒漠种；
- (2) 半荒漠种；
- (3) 草原种；
- (4) 广生旱生种，即能忍受充分潮湿、有时也能忍受过度潮湿的旱生种。

#### 中 生 种

- (5) 弱中生草原类型(过渡类别)；
- (6) 草原中生种，出现于較潮湿的、但典型草原的生境；
- (7) 草甸种；
- (8) 森林种：
  - (甲) 森林边沿种，
  - (乙) 森林深处种，
  - (丙) 广见种；
- (9) 广生中生种。偏宜于中生条件，但在不大潮湿和过度潮湿的条件下也能或多或少正常生存。

#### 湿 生 种

- (10) 沼泽种。这主要是沼泽化草甸和盐生草甸的昆虫；
- (11) 近水种，偏宜于水域(淡水域和咸水域，靜水域和流水域)的裸露或植物微弱丛生的粘质或砂质的岸边；
- (12) 两栖类型，其发育史的一部分在水中环境中度过，而一部分在空气环境中度过。例如，蜉蝣目(*Ephemeroptera*)、蜻蜓目(*Odonata*)等等。

#### 广 生 种

- (13) 广生种，是在不同湿度的各个群落生境中大致均匀分布的种。在較深入研究时，这一类的某些种可能要列入其他类，例如，列入广生旱生种或广生中生种。

#### 水 生 种

- (14) 水生种，即仅见于水中环境的种。很多种仅仅在蛹期和越冬期才见于陆地。

除了根据与湿度的关系把昆虫划分为上述各个基本类别以外，梅德维捷夫还提到昆虫的某些种与温度条件以及与光照条件的不同关系。按照与光照条件的关系这一特征，他把昆虫分为三类：喜光类型，区域类型，喜阴类型。区域类型(региональная форма)是在较潮湿但较不温暖的气候下成为喜光类型、而在较温暖和干燥气候下成为喜阴类型的那些类型。例如，褐绒金龟子(*Sericia brunnea*)在泰加群落和阔叶林带内生活于开阔地点上，而在森林草原和草原带内只生活于树冠下。在转而分析上述某一类昆虫对乌克兰的各个不同自然带和亚带的适宜性时，梅德维捷夫利用了 Г. Я. 贝依-比恩科(Бей-Биенко)在研究西西伯利亚蝗虫时提出的“迁移生境地带性更替法则”。这个法则的内容如下：在从一个自然带过渡到另一自然带的时候，可以发现某一种动物的各个迁移生境的有规律更替。例如，在从草原带向森林带迁移的时候，种过渡到较不潮湿和较开阔的迁移生境，而在从森林带向草原带迁移的时候，则相反。

按照梅德维捷夫的意见，在乌克兰的平原部分，阔叶林和混交林带的特征是昆虫的草甸中生种和森林中生种(主要是中度喜温类型)占优势。旱生种很少，它们出现于干燥的砂地和南坡；而湿生种则出现于沼泽和近河地点。

森林草原带的动物区系，在森林地段上与上一地带的动物区系没有什么区别。在草原地段上，占优势的是混有(特别是在南部)草原中生种的草甸中生种。湿生类型则出现于草甸和沼泽上。

草原带的特征是喜温旱生种占优势。很多中生种，本来在森林和森林草原带内是生活于开阔地点上，而在这里则出现于森林地段上。

该作者还举出了草原带的三个亚带的昆虫学描述，这三个亚带(从北到南)是：杂类草羊茅针茅亚带，羊茅针茅亚带，蒿类羊茅针茅亚带。在第一亚带内，昆虫的半荒漠类型仅仅个别地出现于碱土上，而在第三(最南方)亚带内，它们已经大量出现于蒿类羊茅针茅草原的显域群落中。同时，某些草原旱生种在这个亚带内已经过渡到低洼地形的条件下。

A. Г. 沃罗诺夫(Воронов, 1955)曾经作了分析各个不同自然带的植物和动物的相互关系的尝试。

冻原带的特征如下：挖土动物作用很小，昆虫和食谷鸟类很少，某些啮齿类(其中包括 Lemmi 总属)常常突然大量出现，有蹄类(驯鹿)营群居生活。

森林带的特征如下：挖土动物作用较显著(特别是在草甸上)，昆虫和食植物鸟类的数量颇多，啮齿类没有突然大量出现，大型有蹄类没有成群出现，动物在传粉和传布果实和种子方面的作用颇大。

草原带的特征如下：动物挖土活动大大发展，它们建造深的洞穴，并大大改变土壤性质(黄鼠、旱獭)；昆虫数量颇多，食植物鸟类也有，啮齿类大量繁殖突然发生，动物夏眠出现，有蹄类成群，昆虫在花朵传粉中的作用由于风大而减小。

## 八、生物群落的分类。栽培生物群落

生物群落分类学(系统学)应当建立在演化基础上，并反映生物群落与非生物界

的密切相互联系。

栽培生物群落的研究是一个特殊部门。在这一方面，人們在查明护田林带內的生物群落学相互关系方面作了很多工作。至于谷类作物、飼料作物和其他作物的人工植被，則它們的生物群落学研究工作仍然具有片断的性质。B. B. 雅洪托夫(Яхонтов, 1955)的著作很值得注意；昆虫学家 Г. Я. 贝依-比恩科用下列的詞句作为該书的題詞：“我們随时都可能找到象斯匹次卑尔根群島的干冻原、格陵兰的北极柳丛、加拿大的普列利群落等等那样的生物群落的极其詳細的描述，但我們找不到各种主要农作物人工植被的甚至简单的生物群落学描述。”

雅洪托夫的著作专门討論乌茲別克斯坦苜蓿田地的蜘蛛。乌茲別克斯坦的蜘蛛，其中包括那里的苜蓿田地的蜘蛛，直到最近还几乎沒有被人研究。然而，在人工苜蓿植被中，既出現使草沾染蛛絲的有害蜘蛛，也出現会消灭害虫的有益蜘蛛。該作者在塔什干近郊的苜蓿田地上采集了 36 种蜘蛛，分別属于 11 科。

尽管耕地的专门生物群落学研究具有上述的片断性质，但植物保护工作者已經积累了頗多的材料，足以作出很多結論。在这一方面，M. C. 吉里亚罗夫 (Гиляров, 1955)的論文值得特別注意。該作者指出，对农业极有害的昆虫，不但适应于以一定作物种类为养料，而且适应于一定的土壤耕作制度。例如，生荒歇荒耕作制的放弃，导致非群居性蝗虫丧失在經濟上有害的意义；而正确輪作代替小麦連作和“三区輪作”，則导致乌克兰南部的谷类金龟子、谷类步行虫等等的数目大大減少。其次，該作者进而預測，T. C. 马尔采夫(Мальцев)的新土壤耕作制度(不翻撥)，在害虫的組成和数量方面将造成哪些有利的后果和哪些不利后果。这一点本身也与开垦生荒地有关，因为马尔采夫方法将在那里被采用，虽然只是进行生产試驗。吉里亚罗夫提醒人們注意，必須及时防止这种新土壤耕作制度对昆虫区系和真菌区系可能发生的影响的不利方面，以便及时采用消除这些不利影响的方法。

## 第二节 生物地理群落

当我们提到植物群落的时候，我們只強調植物的总体，而不強調其他有机体的总体。但是，这一点并不妨碍我們經常考慮到，在植物群落中，植物不但彼此相互联系，而且也与整个环境相互联系，包括与动物、微生物和非生物界的相互联系。“生物群落”这一术语較为一般，它恰恰是用来表示植物、动物和微生物的群落。

我們看到，在植物群落与周围环境的相互关系之外，以及在植物群落与它本身造成的内部环境的不可分割的联系之外，是不可能想象一个植物群落的。这个論点也完全适用于生物群落。

B. H. 苏卡乔夫从 1944 年起就在其很多著作中使用了“生物地理群落” (биогеоценоз)这一术语，它的詞素“地理”恰恰指出群落的有机体与环境的非生物部分的相互联系。在本质上，如果沒有人为地把生物群落同环境割裂开来，那末，“生物群落”和“生物地理群落”这些概念将完全符合，因而可以认为它們是同义語；A. И. 托尔马乔夫(Толмачев, 1953)也曾經指出这一点。可是，这里产生一个問題，在这两个术语

中最好采用哪一个术语。应当宁愿采用“生物地理群落”这一术语，因为：

从“生物群落”这一术语的作者本人开始，就是说，从莫比尤斯 (Möbius) 开始，绝不是一切人都充分明确地把环境包括在这个概念中。此外，各个不同科学家曾经提出各种不同的名称，以便使生物群落本身区别于生物群落与全部环境构成的总体。曾经使用下列的术语来表示这样的总体：地区外貌(өниморфы)(Абсолин)，生态系(ecosystem)(Tansley)，小景观(микроландшафт)(Ларин)，等等。可是，用“生物地理群落”这一术语来表示这样的总体较为彻底。按照 B. И. 維爾納茨基 (Вернадский) 的创议，“生物地球化学”这一术语早在 20 年代就开始使用，后来就为人普遍接受；这个术语表示一个特殊的知识部门，它研究生命物质在其与非生命物质的相互联系中的循环。“生物地理群落”这一术语也符合于上述的方向和术语。

顺便指出，在“生物地理群落”这一术语提出以前，很多科学家就已经进行物质和能量在群落中的循环的研究。这样的方向叫作生物地理群落学方向，是最正确的。可是，进行这些工作的人，基本上只是动物学家，而一部分是土壤学家。现在，B. H. 苏卡乔夫(Сукачев)以及 C. B. 佐恩(Зонн)和 E. M. 拉甫连科(Лавренко)坚决呼召地植物学家参加这样的研究。

B. H. 苏卡乔夫在《苏联大百科全书》第二版第五卷中，为生物地理群落作了一个符合于这一概念的解释的最通俗的定义；在那里，我们读到：“生物地理群落是包括在其中生活的动物界(动物群落)和相应的地面地段在内的植物群落，这个地段在大气(小气候)、地质构造、土壤和水分状况方面具有一些特点。上述的一切成分构成统一的相互制约的复合体”(第 180 页)。

后来，B. H. 苏卡乔夫(1957)还作了这样的解释：“在划分自然界中的各个生物地理群落时，最好利用植物群落，换一句话说，每一个单独的生物地理群落的边界决定于植物群落的边界。这一点在本质上是因为在生物地理群落的各个成分中间，植物群落起着最大的生物地理群落形成作用，如果可以这样表达的话”(第 12—13 页)。

生物地理群落这一概念非常接近于初級景观(элементарный ландшафт)的概念。关于这一点，景观学说的创始人之一 B. B. 坡雷諾夫(Полынов, 1953)写道：“最近表现出来的寻求最小和最一定的地理单位的那种意图，是可以理解的。Л. С. 贝尔格(Берг)的这种地理单位是景观(它的狭义，即二級景观)，B. H. 苏卡乔夫是地理生物群落，И. В. 拉林是小景观，我是初級景观，等等”(第 33 页)。

可是，如果说，坡雷諾夫倾向于把初級景观和生物地理群落等同起来，那末，B. H. 苏卡乔夫和 C. B. 佐恩则持有稍微不同的意见。他们在 1955 年苏联地理学会第二次会议上所作的报告中，指出，虽然 B. B. 坡雷諾夫的初級景观学说接近于生物地理群落学，但与后者不同，它研究有机体生活活动的后果，而不是研究生活活动本身。1956 年，苏卡乔夫写道，生物地理群落不是地理学概念，它不可能等同于初級景观。

可是，下面的看法较为正确：如果在研究某一对象时有两种见解、两种方法，那末，仍然不应当由此作出結論，說对象本身不可能是统一的。我认为，当 B. B. 坡雷

諾夫倾向于把初級景观和生物地理群落等同起来的时候，他是正确的。对象是同一个，但研究該对象的方法不同。景观学用自然地理学方法研究这个对象，而生物地理群落学則用生物学方法研究它。这两门科学当然是相互补充的。此外，B. B. 坡雷諾夫創始的景观学地球化学方向，在其发展中将越来越接近于生物地理群落学。例如，在坡雷諾夫的一个学生 A. И. 別列尔曼(Перельман, 1955)的著作《景观地球化学概要》中，已經出现关于冻原景观、森林景观、草原景观等等中的“生物循环”(биологический круговорот)的資料。

初級景观或生物地理群落，是由生物群落和非生物界对象构成的；它們彼此貫穿着，以致不能在它們之間划出一条明显的界綫。“生物群落”这一概念本身的某些人为性质，就在那里。植物群落和动物群落这些概念，是在更大程度上抽象的結果。

还必須考慮到，正象植物群落和生物群落那样，初級景观或生物地理群落并不是完全純一的，它是有时較显著有时較不显著的各个小生物地理群落的镶嵌。这些小生物地理群落的存在，在頗大程度上决定于生物地理群落的植物部分中的小群聚的存在。

各个不同生物地理群落中的生物循环的研究，是与生物地理群落的生物学生产率的研究有联系的，因而也具有巨大的实际意义。E. M. 拉甫連科在 1955 年苏联地理学会第二次會議的报告中，提出了研究各个不同自然带的植被的生物学生产率的問題。这个报告表明，必須研究群落植物部分总产量，也必須分別研究植物活质产量；后一种产量应当既在营养繁盛时期内也在休眠期内测定。其次，应当研究年增长量和年雕落量以及它們的比例。

无论整个群落和构成群落的各个植物种的植物部分的化学分析，是适当的。直到现在为止，主要只进行过植物部分的化学分析，但灰分分析非常少，微量元素的测定更少。这些空白点应当填补起来。此外，拉甫連科指出，直到现在为止，主要只测定植被的經濟产量，而这一产量当然沒有包括群落植物部分的全部产量。

拉甫連科指出，要研究植物部分总产量、植物活质产量及年增长量以及地上部分年雕落量和地下部分年死亡量，必須首先針對基本(水平显域、垂直显域)的群丛組而进行。这项研究应当既針對整个植物群落、也針對各层、各层片和各优势种而进行；这样将逐渐查明植被产量的結構。另一方面，必須在营养期的各个季节內研究这一切对象，不要忽略各个优势植物种的基本生理过程的季节性动态。我們附带提一下，在草本群落中研究年增长量时，还必須注意野生动物(在很多情形下还有家畜)食用后的再生情况。适度放牧常常是整个群落植物部分正常生活活动的必要条件，正象 I. K. 帕却斯基(Паческий)早就針對乌克兰南部草原所指出的那样。

E. M. 拉甫連科、B. Н. 安德列耶夫(Андреев)和 B. Л. 列昂捷夫(Леонтьев)发表了关于苏联欧洲部分和苏联中亚細亚的平地显域植物群落地上植物部分的总蓄积量和年增长量的一些报导。这些科学家一部分从文献中而一部分根据未发表的資料選擇了一些必要的材料。主要結果列于表 11。

表 11 苏联欧洲部分和苏联中亚细亚的平地(显域)植物群落地上植物部分的  
总蓄积量和年增长量

(引自 Лавренко, Андреев и Леонтьев, 1955)

亚带和平地群聚的名称	风干状态的地上植物 部分总蓄积量 (公担/公顷)	风干状态的地上植物 部分年增长量 (公担/公顷)
北极“半荒漠”(杂类草仙女木半荒漠)	6	4
北极冻原(杂类草苔草冻原)	12	7
北方冻原(柳丛多草苔藓冻原)	30	12
南方冻原(桦丛真藓冻原)	32	12
疏林冻原(桦丛云杉疏林)	73	14
北方泰加群落(地衣苔藓云杉林)	900	15
中部泰加群落(真藓黑果乌饭树云杉林)	1300	30
南方泰加群落(酢浆草云杉林)	2200	50
闊叶林(实生櫟林)	2600	56
草甸草原(草甸杂类草密丛禾草草原)	15	15
典型杂类草密丛禾草草原(杂类草羊茅针茅草原)	12	12
典型密丛禾草草原(羊茅针茅草原)	10	10
荒漠小牛灌木密丛禾草草原(蒿类羊茅针茅草原)	5	5
草原化(北方)和典型的小牛灌木荒漠(密丛禾草蒿类荒漠 和蒿类荒漠)	7	4
短生植物小牛灌木(南方)荒漠(短生植物蒿类荒漠)	10	7
南方荒漠亚带的黑琅琅群落	70	12

E. M. 拉甫連科、B. H. 安德列耶夫和 B. Л. 列昂捷夫的著作, 正象这些作者所說的, 是編制从冻原到荒漠的苏联植被地上部分生产率的剖面綫的首次尝试。

这项研究不可以叫作名副其实生物地理群落学的研究, 因为它仅仅涉及生物地理群落的植物部分, 但它可能是这一切群落型的真正生物地理群落学的重要基础。

H. II. 列梅佐夫(Ремезов)、Л. H. 贝科娃(Быкова)和 K. M. 斯米尔諾娃(Смирнова), 在沃罗涅日禁伐林、莫尔多瓦禁伐林和中央禁伐林的領域內的各个不同林型中的营养元素生物循环的研究, 已經进行了 10 年以上。在每一林型中, 針對不同年齡的树群建立了一系列的样地。在計算和量度乔木之后, 为該树群選擇了两株标准树。砍掉这些树的枝, 摘光叶子, 挖出根系。分开秤重叶子、树干、小枝和粗枝、小根和粗根, 重量的总和就是整棵树的重量。从一切部分中, 取出平均样品, 以进行化学分析。为了收集雕落物, 安放了一些箱子, 每一箱子的面积为 1 平方米, 每一样地上共安放 10 个箱子。Л. H. 贝科娃(1951)的論文詳細叙述了試驗方法。曾經用这样的方法研究了两个松林型, 两个云杉林型, 一个櫟林型, 一个椴林型, 一个山杨林型。在 1955 年发表的著作中, H. II. 列梅佐夫、Л. H. 贝科娃和 K. M. 斯米尔諾娃报导了他們所发现的这一切林型所共有的一系列規律性。例如, 曾經发现, 在这些林型中占优势的一切乔木树种, 氮和灰分元素的含量很少随着年齡而变化。叶子所含的一切营养元素最为丰富, 其次, 按照从多到少的順序是: 小枝和小根, 粗枝和粗根, 最后是树干(氮和灰分元素的含量最少)。就各种营养元素在叶中的含量來說, 占第一位的是

氮,其次是鈣;就它們在树木其余部分中的含量來說,第一位是鈣,其次是氮。就各种元素(特別是氮、鈣、鉀、硅)的含量來說,各个不同乔木树种彼此大大不同。土壤条件的差异,肯定未必导致同一乔木树种的营养元素含量的重大差异。可是,营养元素的消耗由于树龄不同而改变得頗为强烈;而且,随着树龄的增长,消耗量起初增加,后来,在某一界限年龄之后(随着不同树种而不同),消耗量降低。从土壤中取得的較大部分营养元素,都随着雕落的叶和針叶,随着果实、枝和死的树,重新回到土壤中。从土壤中取得的营养元素,只有較小部分每年阻留在树群中。在 15—30 岁龄,这些物质阻留得最多;此后,阻留量越来越減少。在成熟的树群中,消耗量几乎等于阻留量。只有櫟林是例外,櫟林从第一齡級起,就把消耗量的大約 80% 送回土壤中。过熟的已經开始破坏的树群,每年送回土壤中的营养元素比从土壤中取得的更多。就进入生物循环中的各种营养元素的比例來說,研究的各个林型彼此大大不同。而且,在每一林型中,虽然消耗的营养元素的数量随着树群年龄而改变,但进入生物循环中的各种元素之間的比例,則仍然相当固定。苔蘚层和草本层在森林群落的生物循环中,起着較小的作用。草本层对鉀和氮的循环发生最强烈的影响。这些作者指出,为了設計人工林型,为了更好地拟定采伐制度和其他林业措施,必須知道上述一切规律性。撫育采伐虽然沒有破坏树群的組成,但改变生物循环。撫育采伐导致采伐残余物(枝、叶、針叶)和树根所含的营养元素同时回到土壤中。此外,在任何采伐时,运出森林的木材所含的营养元素,脱离了生物循环。

生物循环的研究也为判断群落演替提供材料。К. М. 斯米尔諾娃 (Смирнова, 1952)在研究了莫尔多瓦国有禁伐林的櫟林之后,作出了結論,櫟林从土壤中取用营养元素,比云杉林和松林更多,因而需要較肥沃的土壤。按照斯米尔諾娃的意见,莫尔多瓦禁伐林的櫟林是在松林和櫟云杉林的地点上发育起来的;这些松林和櫟云杉林为要求較严格的群落准备了土壤。这一点为下面的事实所証实: 在櫟林中間,星散分布着一些独株的老的云杉大树;此外,櫟林的土壤保存了残余灰化过程的特点。

斯米尔諾娃嘗試計算在采取各种不同林业措施(例如,疏伐、生长伐、主伐)时脱离生物循环的氮和灰分元素的数量。她假定,在全部三种情形下,采伐的树占采伐前的数目的 20%,并作出結論: 对于研究的櫟林來說,疏伐非常有利,因为疏伐大大加强营养元素的生物循环,促进棕色森林土的肥力的提高,为树群的发育和生长造成更好的条件。此外,該作者引述 Г. Р. 艾丁耿(Эйтинген)的資料,并指出,在系統疏伐时获得的木材,可能象在不进行撫育采伐的成熟林分的皆伐时获得的木材那么多。疏伐后的有机物质的这种补充增长,是由于营养元素生物循环强度增加以及宇宙因素更有效利用,而实现的。可是,应当附带声明,疏伐虽然对該作者所研究的櫟林是有效的,但肯定未必对一切森林群落都成功地用来代替其他采伐方式。

Р. Х. 艾季良 (Айдинян, 1953)应用了类似的方法以研究草原群落的营养元素循环, В. А. 柯夫达 (Ковда, 1946) 則研究荒漠群聚。Н. И. 巴季列維奇和 Л. Е. 罗津 (Базилевич и Родин, 1954)比較了这一切科学家的資料,并用自己的材料加以补充,然后作出了各个不同植被类型中的“生物小循环”的值得注意的比較。他們作出結

論，灰分元素的每年进入量，是在草原中最多，而在云杉林中最少。在云杉林中，残落物分解过程导致除了二氧化硅以外的几乎一切灰分物质的淋溶。在草原群落中，积累的化学元素及其比例，恰恰导致在植物残体矿质化产物中形成次生粘土矿物的形成。結果，在草原土壤中，形成了大量的胶体有机无机复合体，这种复合体能够把很多鈣和鎂以吸附状态保持着。最后，在荒漠上，有机部分充分矿质化和简单矿质化合物积累，起着主导作用。如果說，在云杉林中，残落物分解时的灰分元素和氮的总进入量，是每年 123 公斤/公頃，那末，在西西伯利亚的黑土草甸草原上，仅仅灰分元素的总进入量就达每年 833 公斤/公頃，而且还有氮 121 公斤/公頃；而在荒漠群落中，灰分元素的每年总进入量是 475 公斤/公頃，氮是 92 公斤/公頃。CaO 每年进入量在云杉林中是 33 公斤/公頃，在黑土草甸草原上是 220 公斤/公頃，在荒漠上是 70 公斤/公頃。至于 MgO，則它的每年进入量在荒漠上最多(达 58 公斤/公頃)，在云杉林中最少(6 公斤/公頃)，在黑土草甸草原上中等(52 公斤/公頃)。

在評价各个不同植物群落中的生物循环的上述研究时，应当指出，它們还没有包括生物地理群落生活活动的一切方面。第一，它們仅仅涉及生物地理群落的植物部分，而沒有考慮到生物地理群落的动物群和微生物。第二，它們完全沒有充分考慮到生物循环和非生物界因素之間的相互联系，而这些非生物界因素也是生物地理群落的一个不可分割的組成部分。虽然如此，但这些研究在認識生物地理群落生活方面作了宝贵的貢獻；甚至可以說，它們在这一方面起着主导作用，因为植物群落是生物地理群落的一个最重要成分，这个成分，正象 B. H. 苏卡乔夫所說的，起着“生物地理群落形成作用”。这些研究应当在生物地理群落綜合研究中构成基本环节，而除了綜合研究以外，即各个不同专门科学的科学家参加以外，任何其他方法都不可能用来全面認識生物地理群落。

生物循环的研究，其中包括生物循环的各个最重要方面之一——植物部分产量——的研究，可能与生物地理群落的其他特点(其中包括非生物界因素)有联系；为了說明这一点，我們將引述白俄罗斯林业技术研究所工作人員 B. Д. 日尔金 (Джиркин, 1954)的著作中的某些資料。这篇論文的題目本身《生产率作为評价乔木和森林对水分平衡的影响的一个分类特征》，已經指出森林生物地理群落的各个非常 important 之一。該作者論証了一个論点：生产率較高的森林是水源涵养較好的森林，它在最大程度上减少地表径流及其后果——侵蝕。在涅戈列洛耶数学試驗林场中，曾經对第 III 地位級的同齡的 37 岁的稠密人工松林进行了观察，这个松林有帶石南层，土壤为灰化砂质土，其下面为疏松砂，地下水深。根据树干胸高直径的测量，把这些松林的一切乔木分为 5 个生产率等級。然后从每一生产率等級中选出 6 株标准树，其中 3 株經過秤重和其他分析，而 3 株留作研究它們对植物气候的影响。在測定了綠色物质鮮重之后，該作者利用了 Л. A. 伊凡諾夫 (Иванов, 1956)的方法，計算了每一生产率等級的平均树在蒸騰时的水分消耗，并根据一公頃上的每一等級的乔木数目，确定一公頃上的蒸騰數值。为了計算树冠阻留降水的数量，在每一等級的 3 株供試树木下面，設置雨量器，并在冬季在同一些地点設置量雪尺，而雪水当量則用天平雪

量器测定。在每一株供試树木下面，各个雨量器和量雪尺沿着四条半径（北、西、南、东）的方向排列，从树干开始，然后每隔 0.5 米，直到树冠投影边界。在观察森林下的降水进程的同时，还在露天地点、在田地上进行同样的观察。降水量折算成每一供試乔木的树冠投影表面，并与落在田地的同一面积的降水量进行比較；知道了这两个数值，就可以計算每一生产率等級的供試乔木的树冠阻留降水的百分率，然后計算树冠表面水分蒸发的年平均消耗量。在把蒸騰和树冠表面降水蒸发的水分消耗量与每一生产率等級平均乔木树冠投影面积上的降水年平均收入量进行比較之后，該作者作出了值得注意的結論。当时发现，当树群生产率增加到三倍之后，蒸騰的水分消耗只增加到二倍多一点，而树冠表面蒸发的消耗則几乎减少到三分之一。此外，随着生产率的增加，不为树冠所阻留而落到土壤表面或落到草本苔蘚层和小灌木层的那部分降水量，則大大减少。B. Д. 日尔金在第 Ia 地位級的云杉林中举行的另一个类似的研究中，也获得了相似的結果。这样看来，森林的生产率越大，就是說，它的树群形成的物质越多，那末，它消耗水分就越經濟，径流及其引起的土壤侵蝕因而就越减少。

Л. Е. 罗津和 М. М. 戈列尔巴赫 (Родин и Голлербах, 1954) 报导了关于龟裂土的生物地理群落的值得注意的資料。在中亚細亚，表面粘质而在干燥时出现多边形裂縫的理想平坦地面，叫做龟裂土(такыры)。龟裂土在荒漠帶內主要出现于远离山区的山麓平原部分。在那里，在雨季內，由于径流极其緩慢，形成了短期的极浅水的湖；在浅水湖干涸之后，裸露表面出现裂縫。从前人們认为，龟裂土在其发育的最初阶段中完全沒有植物；但后来发现，龟裂土的基质富有显微的藻类，主要是蓝藻，同时，藻类不但在表面形成薄层，而且透入稍微深处。根据初步的資料，在认真清除外来混杂物的龟裂土藻类薄层中，含有的藻类干物质，大約是一公頃 500 公斤。藻类在龟裂土形成中起着重要作用。它們經常使基质富有有机物质，而在周期性潮湿时进行强烈光合作用，使基质为氧和其他新陈代谢产物所饱和。当龟裂土表面暂时出现薄水层的时候，在白天，藻类的活动不但导致这个水层为氧所饱和，而且导致这个水层增高碱度，以致 pH 值达 10—11。藻类薄层和地表水重复泛滥，逐渐导致龟裂土上面結皮形成蜂窝状多孔壘結。在成熟的龟裂土上，这样的結皮厚达 5—6 厘米。

除了藻类(这里发现的藻类达 50 种以上)以外，在龟裂土中还发现土壤真菌(粘菌)，它們仅仅分布于达 10—20 厘米深处的表层中。在这里，土壤小壘类真菌区系，比細菌区系更加多种多样。

在龟裂土发育过程中，龟裂土上也出现高等植物，起初主要是短生植物和多年生短生植物，以及藜科(Chenopodiaceae)的夏秋一年生植物。在龟裂土发育的各个不同阶段中，高等植物地上部分的数量是从 0.5 到 10 公担/公頃，土壤中的根貯量是从 1.0 到 15 公担/公頃。

苏联科学院各研究所的植物学家、动物学家和土壤学家的綜合研究，使得有可能发现龟裂土上的生物地理群落演替。这些演替系列以藻类在新基质上最初定居为开始；后来，它們导致藻类在龟裂土上大量发育以及高等植物稀疏分布，最后导致多年生植物占优势的高等植物成熟群落的形成。在演替的这个后一阶段中，龟裂土的土

壤变成灰漠土——中亚细亚南方荒漠的显域土类；而龟裂土不再是龟裂土，它并入显域生境。龟裂土上的生物地理群落演替，也伴随着动物群的变化。昆虫的种类组成逐渐丰富，挖土动物数目逐渐增加；这一点是由于高等植物的植物性物质的增加而成为可能的。

无论龟裂土的产生和龟裂土生物地理群落的演替，都是与山麓平原景观的一般发育有关的。在典型的情形下，龟裂土出现于这些平原的中部；在那里，径流虽然极其缓慢，但仍然发生影响，并逐渐导致盐类部分运移以及变迁干河床的形成。

我们看到，龟裂土的综合研究，包括低等植物、高等植物、动物界的生活活动和演替，土壤形成过程，以及整个景观发育。其中不够的仅仅是小气候变化的资料，但这些变化对于认识龟裂土生物地理群落演替来说较不重要，因为在那，土壤形成过程肯定占优势。虽然如此，但象地而水层为氧所饱和、上面结皮的蜂窝状多孔堆积的形成等等那样的现象，已经不能不影响到当地气候的变化，那怕只是近地面空气层中的气候变化。而随着高等植被的发育以及龟裂土并入显域景观要素，龟裂土上也造成相应的显域植物气候。

在进行总结时，我们将指出，生物地理群落学研究当然应当是名副其实综合的。如果说，生物群落的研究常常仅仅由动物学家和植物学家来进行，或者甚至是由其中一门科学的科学家来进行，而且肯定未必与环境的多方面和深入的研究结合起来，那末，在生物地理群落的研究中，还应当有土壤学家、气候学家、微生物学家和水文学家一起参加。

## 第十二章 地植物学和景观学

在 B. B. 道庫恰耶夫(Докучаев)的工作之后,人們对于自然地理区划的兴趣大大加强了;自然地理区划的基础不外乎是自然带。此外,除了緯度地帶性和垂直地帶性以外,人們开始大大注意經度地帶性,特別是在 Г. И. 坦菲里耶夫(Танфильев)以及后来 В. Л. 閣马罗夫(Комаров)的研究之后更是如此;而且,人們开始在这三个地帶性类型的相互联系或相互交織中研究这三个地帶性类型。这样就为景观学作为自然地理学一个分科的发展树立开端。

在十月革命以后,新地区的农业利用以及整个自然資源研究的广泛提出,刺激了自然区划(自然地理区划)的强烈发展以及地理景观学說的拟定。景观的动态理解的产生和巩固,已經是苏联景观学的这个第一阶段的特征。Б. Б. 坡雷諾夫(Полынов)在1925年就第一次指出,景观包括自然地理过程总体。坡雷諾夫強調指出,各个自然因素——气候、地质构造、地形、水文状况、植被、土壤、动物群——的相互作用,是可动的,它决定景观的发展。

在 C. C. 涅乌斯特魯耶夫(Неструев)的著作中,也強調指出景观的动态性,而在 B. P. 威廉斯(Вильямс)的著作中則強調指出自然带的动态性。此外,記述性景观学也逐渐发展;Л. С. 贝尔格的各种著作可以作为它的范例。贝尔格(1945)提出了景观的一个新定义;他在坡雷諾夫的定义中加入了一句“景观是在一定地帶范围内典型重复出现的某种总体”,并把人类活动列为景观要素。

1931年出了第一版的 Л. С. 贝尔格的著作《苏联的景观地理带》具有頗大的意义。可是,必須指出,贝尔格不是根据統一的原則来划分景观。一方面,一些景观是的确在空間上重复出现的类型学单位,例如“荒漠带砂地景观”,另一方面,也有不重复出现的景观,例如,“瓦尔戴丘陵景观”或“中西伯利亚台地景观”。此外,Л. С. 贝尔格的錯誤,是把人类連同气候、土壤、植被、动物界一起列为地理景观要素。人类活动首先决定于生产关系,它只在一定程度上依存于地理环境,但这种依存性同社会因素(社会发展中的主导因素)比較起来,只具有次要的从属的性质。

30年代开始的苏联景观学发展的次一阶段,以下面一点为特征:在过去研究工作积累的大量事实材料的基础上,更加认真和深入地研究各种理論問題。1951—1952年, A. A. 格里戈里耶夫(Григорьев)的錯誤观点受到批判;他把自然带和景观看作决定于似乎极其外部的主导因素——“自然地理过程”——的某种事物,而忽视了自然带和景观的自身发育。A. M. 斯米尔諾夫(Смирнов)的錯誤观点也受到批判;他不承认景观的真实性,因为在地域上相邻的各个景观之間,通常有逐渐的空間过渡,就是說,沒有非常明确的边界。A. M. 斯米尔諾夫的錯誤类似于过低估計植物群丛真实

存在的 Л. Г. 拉孟斯基(Раменский)的錯誤。这两种錯誤是以間斷性和連續性的統一性这一辯証唯物主义观点的无知为基础的。逐渐的空間过渡在地域上接邻的各个景观之間的存在,絲毫不能消除各个景观之間的性质差异。同样,如果一个景观,在時間上发育着,为另一景观所演替,那末,无论这种演替进行得多么逐渐,它的逐渐性完全不能消除在時間上一前一后的景观之間的性质差异。

除了上述的錯誤以外,无论在 A. M. 斯米尔諾夫的著作以及特别是在 A. A. 格里戈里耶夫的著作中,都有很多宝贵的論点。例如, A. M. 斯米尔諾夫并非毫无根据地強調指出研究立体图(блок)的意义,就是說,研究从分水岭到河或海的断面綫。除了研究景观以外,研究立体图也是必要的,而在本质上,这项研究苏联正在进行。

A. A. 格里戈里耶夫的著作中的宝贵之点,首先在于他把关于自然地理地壳作为一个统一整体的观念以及关于在这个地壳中的统一自然地理过程的观念,引到科学中来。由此可见,某一景观的自身发展必須不是在絕對意义上,而是在相对意义上來理解,就是說,不是把它与周围景观以及与整个自然地理地壳割裂开来理解。

在最近的年代內,苏联景观学正在走上更加深入和全面研究自然景观以便加以更充分經濟利用的道路;这一点也是与拟定改造景观的方法有关的。景观学的生物地球化学方向,早就由 B. И. 維爾納茨基(Вернадский)和 B. B. 坡雷諾夫开始,现在正在继续发展。

B. B. 坡雷諾夫(Полынов, 1945)以任何一条大河的流域为例子,提出了景观的地球化学研究的方案。如果构成这个流域的岩石的組成已經研究,那末,在这个流域的范围内可以划出一些局部的支流流域,这些局部流域完全是由較純一的基岩构成的。在每一个这样的局部流域中,应当划出三个地点:分水岭,坡地,支流河床。其次,首先把基岩的化学組成与河水矿物剩留物的組成进行比較,这一点使得有可能判断該景观所固有的化学元素迁移情况。然后,研究残留风化壳的平均組成,以便作为测定元素的区域性迁移能力的对照。更进一步,研究土壤水、地下水、經常性溪澗的水和周期性溪澗的水的矿物剩留物的組成,并把它与从該景观一切排水集合地点取得的河水的矿物剩留物的組成进行比較。最后,研究分水岭和坡地;在分水岭上,把基岩、残留风化壳、其上发育的土壤、植被灰分和土壤水的組成进行比較,而在坡地上,则把运积物、其土壤、植物灰分、土壤水和淋洗这个运积物的溪澗的水的組成进行比較。后来, И. A. 季托夫(Титов)主要用植物学方法, A. И. 别列尔曼(Перельман)主要用地球化学方法, B. A. 柯夫达(Ковда)主要用土壤学方法,进一步发展了 B. B. 坡雷諾夫的思想。

景观学的生物地理群落学方向是 B. H. 苏卡乔夫 (Сукачев) 在 1945 年提出的。B. H. 苏卡乔夫的生物地理群落,在本质上不外乎是初級景观,就是說,它是比地理学家通常研究的单位更小的单位,但却是植物、动物、微生物、小气候、地质构造、土壤、水文状况的那个相互制约的总体。如果说,坡雷諾夫、季托夫、别列尔曼研究的是較大的景观单位,是各个不同地貌要素的交錯,并一般相当于流域,那末, B. H. 苏卡乔夫则集中注意力于生物地理群落,这个生物地理群落在内容上大致相当于植物群落,

但不单包括植物成分，而且包括一切其他景观成分。

勘探地质学开始与景观学較密切接触；同时，植被利用作为有益矿藏的指示者（Викторов, 1955）。

最近，人們正在采取步驟，使景观学单位的等級和命名更为明确和完整。Ф. H. 米里科夫（Миљков, 1956）建議不要把“景观”这一术语当作一定分类学单位来使用，而是把它当作一般概念来使用，这个概念表示“自然界的各个相互制約和相互联系的事物和现象的总体，这些事物和现象以某些在历史上形成的不断在发育着的地理复合体的形式出现在我們面前。……景观是象气候、土壤、地形等等那样的一般概念。我們可以在同等程度上提到整个地理壳的景观以及提到地理区域、地理带、地理省和地理区的景观”（第 106 页）。

Ф. H. 米里科夫討論了两套景观学单位：区域单位和类型学单位。区域单位具有下列的特征：地域的統一性（連續性），空間上的不重复性，起源的同一性（与内部的形态不均匀性相結合）。区域单位自上而下是：区域（страна），带（зона），省（провинция），区（район）。类型学单位自上而下是：景观型（тип ландшафта），地域型（тип местности），特区型（тип уроцища）（有时简称特区）。

可是，现在并不是一切苏联地理学家都同意关于不要认为景观的概念具有分类学意义的意见。虽然苏联景观学的創始人——C. C. 涅乌斯特魯耶夫、Б. B. 坡雷諾夫、Л. C. 贝尔格——恰恰是以这样广泛和一般的意义来理解景观的，就是說，恰恰是把景观理解为各个相互联系和相互制約的自然事物的某种整体，但是后来，景观研究的实践显示了另一种观点。例如，A. Г. 伊薩岑科（Исаченко, 1953）建議使用“地理复合体”这一术语来表示上述那样的一般概念；他把均匀的特区复合体叫作景观；此外，他指出，景观和自然地理区是同一个东西。在这个有关术语的問題方面，现在还没有取得完全一致意见；最近举行的两次苏联景观学会議（第一次是 1955 年 4 月在列宁格勒举行，第二次是 1956 年 5—6 月在利沃夫举行），說明了这一点。

可是，在承认自然地理区或者（完全一样）景观区具有相同的内容时，上述双方却取得一致意见。因此，最好采用自然地理区或景观区代替景观来作为具体的区域单位；而把較一般的意义，即任何一个等級的自然地理复合体的意义，留給景观。

Ф. H. 米里科夫（Миљков, 1956）为自然地理区作了定义，认为它是“自然地理省的一个大的、在地貌上和气候上独特的部分，这个部分具有各个土壤变种的典型組合和各个植物群聚的典型組合”（第 126 页）。同时，他认为自然地理区是最小的区域单位。

自然地理区严格服从地帶性，就是說，它是一个自然地理带的一部分，或者更准确地說，它在平原上是水平带的一部分，而在山区内是垂直带的一部分。然而，如果水平带再分为一些水平亚带，或者垂直带再分为一些垂直亚带，那末，自然地理区将是水平亚带或垂直亚带的一部分。此外，自然地理区也是自然地理省的一部分。同时，应当考虑到，水平带划分为水平亚带，或者垂直带划分为垂直亚带，是根据水平带和垂直带本身划分时的同一原則而进行的。例如，在很多自然地理区域内，泰加群落

帶可能再分为北方泰加群落亚帶、中部泰加群落亚帶和南方泰加群落亚帶；在很多山地区域內，亚高山帶可能再分为上亚高山亚帶和下亚高山亚帶，等等。至于自然地理省，則它是自然地理帶的横向（經綫方向）划分的結果，或者是每一亚帶（如果亚帶明顯的話）的横向划分的結果。但是，自然地理省不是垂直帶的一部分，这一点必須明确。如果自然地理省的地形是平原的，那末，这个省不包含垂直帶；但如果地形是山地的，那末，一个省可能有几个垂直帶。在这种情形下，自然地理省是根据相当于該地域水平帶的那一最低垂直帶來确定和命名。例如，在苏联的范围内，我們把远东区域的針叶闊叶林带分为三省：黑龙江上游、乌苏里江和薩哈林島（庫页島）、千島群島的針叶闊叶林省（Ярошенко, 1959）。可是，在这三省的每一省内，都存在着有垂直地帶性的山区。例如，在切霍夫山区（庫页島南部），出現一些（自下而上的）垂直帶：針叶闊叶林帶，阴暗針叶林帶（泰加群落帶），含岳樺（*Betula ermanii*）树丛和偃松（*Pinus pumila*）树丛的亚高山帶（亚霍爾茲帶）。

上面已經指出，自然地理区不但服从水平地帶性，而且服从垂直地帶性；因此，在每一垂直帶內，应当单独划分这样的自然地理区。如果山岳不大，那末，它的每一垂直帶可能相当于仅仅一个自然地理区；然而在另一些情形下，可以在一个垂直帶的范围内划分几个自然地理区。

同一个自然地理省的各个不同地段，在其垂直地帶性方面可能是不同的。在这些情形下，自然地理省再分为各个自然地理县（округ）（Ф. H. 米里科夫的方案中沒有规定这一級），而自然地理县再分为各个垂直帶，然后才分为各个自然地理区。

对于大的山地区域來說，例如高加索，自然地理省根据最低垂直帶來确定和命名的原則，已經不适用。实际上，如果运用这个原則以划分高加索山地区域，那末，必然在其范围内仅仅划出西高加索省和东高加索省。可是，这样的划分并不符合实际情況。高加索山地区域的广闊延伸，使它分化为很多特殊的山地省，而那些包括低地的省在这里則退居次要地位。其次，在每一山地省中，再划出一些自然地理县，然后在每一县的范围内才划出一些严格从属于垂直帶的自然地理区。科学家們曾經提出好几个把高加索划分为各个自然地理省和县的方案。例如，A. A. 格罗斯蓋姆（Гроссгейм）1928年提出的高加索植物区系学划分的方案，就是这样的方案之一；这个方案在本质上同时也是自然地理区划方案。按照这个方案，整个高加索分为8省和23县。

Ф. H. 米里科夫在一个自然地理区内部再划分的，已經不是区域单位，而是类型学单位，就是說，是地域型和特区（更准确地說，是特区型）。与区域单位不同，类型学单位具有間断分布区，因而在空間上是重复出现的。

我們將引述 Ф. B. 塔拉索夫（Тарасов, 1957）在“奧卡河-頓河低地的左岸近河谷阶地景观区”南部划分的各个地域型和特区，来作为例子。在这里，划出3个地域型：河漫滩地域型，高阶地地域型，平坦分水岭地域型；在每一地域型中再分为各个特区。例如，高阶地地域型分为下列的典型特区：

（甲）吹蝕砂丘地，

(乙) 人工松林,

(丙) 腐殖质化小砂丘地上的含貧乏草本植被的“砂质草原”,

(丁) 平底老谷,等等。

在俄罗斯平原的森林草原带和草原带内, Ф. Н. 米里科夫(Мильтков, 1956)划分出6个地域型:河漫滩地域型,高阶地地域型,平坦分水岭地域型,残丘状分水岭地域型,近河地域型,低山地域型。这些地域型不但在一个自然地理区的范围内,而且在各个不同的自然地理区、省、水平带和区域内,也可能重复出现(间断分布)。这些地域型作为类型学单位的特点,就在这里。至于特区,则它们虽然也是类型学单位,但具有较窄的内容,并在每一自然地理区内和在每一地域型中都具有或多或少特殊的性质。例如,“草原浅洼地”这样的特区型,是仅仅草原带和森林草原带所特有的;“老谷”这样的特区型,在各个不同自然带内和在各个不同区域内是完全不同的,等等。

特区作为景观学单位的概念,是 Н. А. 索昂采夫(Солнцев, 1948)提出的;他把特区再分为各个群相(фация)。Ф. Н. 米里科夫指出, Н. А. 索昂采夫的群相符合于В. Н. 苏卡乔夫的生物地理群落。

群相的概念是 Л. С. 贝尔格(Берг, 1945)引到景观学中的;他从地质学中借用了这个术语。索昂采夫发展了这个概念;他支持贝尔格的下列看法:群相是景观的一个最简单和不可进一步划分的部分。但是,无论 Л. С. 贝尔格和 Н. А. 索昂采夫,都没有讨论关于群相是区域单位或者是类型学单位的问题,虽然从他们举出的例子中可以看出,他们倾向于认为群相首先是区域单位。可是,把生物地理群落当作区域单位,而把群相当作类型学单位,才是较为彻底的。因此,我们把群相理解为生物地理群落型(初级景观型)。如果说,每一具体生物地理群落应当是一个区域单位,那末,群相,即生物地理群落型,将是类型学单位。在生物地理群落本身的内部,可以划分出一些小生物地理群落,其中每一小生物地理群落相当于一定的小植物群聚。可以建议使用“小群相”(микрофация)这一术语,来表示这些小生物地理群落型。

另一方面,各个生物地理群落作为区域单位,形成生物地理群落复合体,而这些复合体则含于较大的生物地理群落大复合体中,这种大复合体就其内容来说相当于 Г. И. 多赫曼(Дохман)的“特大复合体”(объединение)(参阅第157页)。无论生物地理群落复合体和生物地理群落大复合体,都不是类型学单位,而是区域单位。

总结上面所说的一切,可以把 Ф. Н. 米里科夫建议的景观学的区域单位和类型学单位的一览表加以稍微扩大;修订后的单位系统如下。

区域单位: 区域(страна 或 область), 带(зона), 省(провинция), 县(округ), 区(район), 生物地理群落大复合体, 生物地理群落复合体, 生物地理群落(初级景观), 小生物地理群落。

类型学单位: 景观型(тип ландшафта), 地域型(тип местности), 特区型(тип уроцища), 群相(фация), 小群相(микрофация)。

我们将讨论这两套单位及其相互联系的一些具体例子。

Ф. Н. 米里科夫(Мильтков, 1956)在苏联领土上区分出6个自然地理区域: 东欧区域, 高加索区域, 中亚区域, 西西伯利亚区域, 东西伯利亚区域, 远东区域; 他指出,

某一地理区域的主要特征之一,是“各个緯度地理帶和垂直地理帶的配合特征和表现程度”(第 25 頁)。在远东区域的范围内,按照 B. П. 柯列斯尼科夫(Колесников, 1955)的意见,划分出 6 带: 北极荒漠带, 冻原带, 森林冻原带, 针叶林带, 针叶阔叶(混交)林带, 森林草原带。我們把远东区域的森林草原带再分为 2 省: 黑龙江流域森林草原省, 汉卡湖沿岸地区森林草原省。无论远东区域的森林草原带和这一带的两个省, 都以森林草原景观型为特征。有人可能认为景观型单纯是带的同义语, 但实际上不是这样。景观型比带广泛得多。例如, 森林草原景观型包括: 东欧森林草原带, 西西伯利亚森林草原带, 东西伯利亚森林草原岛屿地区, 中国东北和相邻的苏联远东区各地区的森林草原地面, 匈牙利普施塔群落, 克里米亚和高加索的山麓森林草原, 北美洲森林草原带。景观型也可能出现于没有与该景观型相当的带的那一地理区域内。例如, 雅库蒂亚的森林草原景观斑点, 就是这样。虽然如此, 但每一区域的带都有自己的特殊的景观型; 例如, 在俄罗斯平原上, 可以划分出的景观型与可以划分出的带一样多。这些景观型如下: 北极荒漠景观型, 冻原景观型, 森林冻原景观型, 泰加群落景观型, 混交林景观型, 森林草原景观型, 草原景观型, 半荒漠景观型, 荒漠景观型。在每一带内, 只有一个显域景观型; 然而, 除了这个显域景观型以外, 各个超域景观型(экстразональный тип ландшафта)也可能表现出来, 例如, 在雅库蒂亚的泰加群落带内以斑点状态出现的上述森林草原景观型。至于泛域的(азональный)生物地理群落及其复合体和大复合体, 则它们可能含于某一景观型中, 但不是该景观型的特征。按照 Ф. Н. 米里科夫的意见, 景观型具有显域的特点, 因此, 在地球上有多少带, 就有多少景观型。

此外, 每一带具有许多地域型。例如, 在俄罗斯平原的森林草原带和草原带内, 正象上面已经指出的, 可以划分出 6 个地域型: 河漫滩地域型, 高阶地地域型, 平坦分水岭地域型, 残丘分水岭地域型, 近河地域型, 低山地域型。在远东区的森林草原带内, 也有这些地域型, 但仅仅有这样的差别: 在这里, 平坦分水岭地域型只能极地与高阶地地域型区别开来; 此外, 还存在着高阶地地域型和分水岭地域型之间的过渡地域型; 这样的过渡地域型, 如果使用当地语言, 可以叫作长丘状(увалистный)地域型。在远东区, 所谓长丘, 通常是指丘陵起伏的沟壑的第三道和更高位的河成阶地和古湖成阶地。

在某一带的每一省内, 通常都出现该带所固有的一些地域型(如果说不是一切地域型的话)。例如, 在远东区域森林草原带的两个省的每一省中, 就是说, 在黑龙江流域森林草原省内和汉卡湖沿岸地区森林草原省内, 我们都可以看到下列的地域型: 近河地域型, 河漫滩地域型, 高阶地地域型, 长丘状地域型, 低山地域型。

此外, 每一省作为区域单位, 再分为一些区域单位——自然地理区。每一区, 正象上面已经指出, 具有一定的地貌和气候特点, 以及一定的土壤变种组合和植物群聚组合。

我们将讨论黑龙江流域森林草原省的各个区。Л. Ф. 纳苏里奇(Насурич, 1958)在关于阿穆尔州的自然地理区划的著作中, 在这一州的森林草原带的范围内区分出

三区：(甲) 泽雅河左岸高位中度潮湿森林草原平原区(包括泽雅-布列英平原的基本部分)，(乙) 泽雅河布列英河河间地东部潮湿森林草原排水平原区(包括泽雅-布列英平原东部边沿部分)，(丙) 黑龙江泽雅河中度潮湿淹水低位草甸平原区。这个区划与我的资料(Ярошенко, 1958a)稍微矛盾；按照我的资料，Л. Ф. 纳苏里奇的区“乙”已经超出森林草原带的范围之外。这样看来，Л. Ф. 纳苏里奇的区“甲”和“丙”可以无需争辩地列入黑龙江流域森林草原省。在把这些区进行比较时，我们看到：如果说，在区“甲”中，占优势的是显域的森林草原植被，那末，在区“丙”中，它起着不显著的作用，而占优势的是苔草拂子茅草甸，有时是沼泽化草甸。虽然如此，但气候在这一区内是森林草原气候，例如，这里的年降水量(450—500毫米)甚至比在区“甲”内(500—650毫米)少些。还可能有一些自然地理区，其中完全没有显域生物地理群落，而全部的植被都是泛域类型。

我们将讨论各个自然地理区之一的进一步划分，例如，Л. Ф. 纳苏里奇的区“甲”，即泽雅河左岸高位中度潮湿森林草原平原区。这一区含有下列的地域型：高阶地地域型，含向残丘分水岭地域型过渡的长丘状地域型，含向河漫滩地域型过渡的近河地域型。例如，在长丘状地域型中，有三个最典型的特区型(Ярошенко, 1958a)：

- (1) 粘壤质棕色森林土(大部分灰化)上的具灌丛状櫟林(*Quercus mongolica*)的长丘北坡特区型；
- (2) 砂壤质非灰化或刚刚灰化的棕色森林土上的大量混有草原植物(西伯利亚菊艾、贝加尔针茅等等)的灌丛状櫟林的长丘北坡特区型；
- (3) 深层有砂的砂壤质微弱发育土壤上的有草原植被的长丘南坡特区型。

在每一特区型中，可以区分出许多植物群落，其中每一植物群落相当于一定的生物地理群落；这些群落型和生物地理群落型应当用群丛和群相来表示。这样看来，每一特区型作为类型学单位，都相当于它的作为区域单位的生物地理群落复合体。至于较大的区域单位——生物地理群落大复合体，则与它相当的类型学单位通常(但可能未必)是地域型。

必须提醒一下，一切的景观单位，无论是区域单位和类型学单位，都反映自然景观的发育，因此，应当不是在静态中，而是在动态中，即在一般自然地理过程的背景上，来研究这些单位；可是，这些景观单位不但决定于一般自然地理过程，而且本身作为这一过程的各个组成部分，也影响这一过程的发展。

В. Б. 索恰瓦(Сочава, 1956)在引述 К. К. 马尔科夫(Марков)和 С. В. 卡列斯尼克(Калесник)的资料时指出，自然地理单位越大，它的年龄常常就越老，他写道：“带在其一般特点方面，是比它所含的各个现代省更早形成的，而省则比景观<sup>1)</sup>具有更古老的外部特征。景观内部的各个较小单位，在大多数情形下是后全新世的新生体，而特区的典型特点的获得，则有时是在人类几个世代内可以亲眼看到的”(第363页)。同时，索恰瓦附带声明：“此外，同一等级的地理环境单位，例如省或景观，常常具有不同的年龄。远东区针叶阔叶林省，在其基本特点方面比俄罗斯平原针叶阔叶林省早得

1) В. Б. 索恰瓦把景观理解为自然地理县的同义语，就是说，理解为自然地理区划的区域单位之一。

多。阿納巴爾河下游和奧列涅克河下游的冻原带景观，比马洛泽麦尔冻原景观古老得多等等。当然，在地球表面，没有一个地点的自然界，在任何一段漫长时间内是不变的；任何一个地点的自然界都是以不同速度在改变着。每一自然地理省、景观和其他单位，都是自然界发展的一个阶段。这个阶段的长短由于条件而不同”（同上书）。

可是，必须指出，虽然各个自然地理单位（植被单位也是一样）的形成在很大程度上是从一般到局部而发生的，但是，还观察到从局部到一般的相反过程；因此，这两种过程是相互联系的。我们将引述 H. A. 索昂采夫（Солнцев, 1949）所发展的“地理环节”（географическое звено）的观念，来作为从局部到一般的过程的例子，即从小的自然地理单位的形成到较大的自然地理单位的形成的过程的例子。该作者描述了一块刚刚摆脱海水而成为陆地的地段的发育。起初，在该地段上，有一些相同的海相（морские фаации），每一海相都占有极大的面积，而相本身起初是不多的。可是，随着时间的演进，各个地貌因素的作用，首先是侵蚀因素的作用，把这块地段的本来平坦的表面加以切割；这一切导致基质和生物群落的新的重新分配。这样一来，在每一相的地点上，产生了未来的特区型。H. A. 索昂采夫把在各个相内部产生的未来特区型的这种模式，叫作地理环节。后来，由于进一步切割和复杂化，地面的这块地段，本来是一个单一的相，可能发生何等的变化，以致不但成为特区，而且成为特区复合体。H. A. 索昂采夫引述了 T. И. 波波夫（Попов, 1914）关于沃罗涅日州杂类草草甸草原中间的“杨树株丛”的起源的资料，作为本来纯一的生物地理群落的切割的例子。起初，在草原上，产生了一个不大的不深的浅洼地。与周围的草甸草原不同，在浅洼地上，羊茅占优势，而双子叶植物的作用大大减小。在浅洼地的周围，土壤是黑土，而在浅洼地的底部，土壤则是柱状碱土。后来，在浅洼地上，形成了一些同心的植物群聚带；这时，在外围形成了碱土群聚，而在中央则形成了整个夏季不干涸的有水的多草丘地。进一步，在浅洼地底部，出现柳丛；后来在柳丛林冠下，出现山杨幼苗。山杨很快茂盛起来，占领整个浅洼地，排挤了柳树，并在这块起初不大的浅洼地的地点上形成整片的山杨树丛。

应当把小的最初的浅洼地看作一个生物地理群落；然而，当浅洼地扩大，并分为各个不同植物群聚的带的时候，浅洼地成为一个地理环节，并在大的山杨树丛形成之后变成特殊的特区。

最后，我们将讨论景观学研究和地植物学研究的相互联系。在这一方面，Φ. H. 米里科夫（Мильков, 1957）关于地域型和特区型的野外研究方法的论文，是值得注意的。米里科夫写道：“有一种意见，认为野外的景观研究不可能由一个人——景观学家——来完成，认为这样的研究必须由一些专家集体进行，其中包括地质学家、地貌学家、地植物学家、土壤学家等等。在这时候，景观学家起着‘工地主任’的作用，他是有特殊顾问职务的工作组织者，负责综合获得的材料。我们虽然不否认景观学家在大规模的综合考察队中的这样的组织任务，但认为，景观学家也可以单独地担负地域型和特区型的野外研究”（第 13 页）。关于这一点，米里科夫引述 A. H. 克拉斯諾夫（Краснов）的意见，后者早在 1895 年就写道：虽然地理学家不应当是物理学家、动物

学家、气象学家或植物学家，但他应当熟悉这些对他来说是辅助的科学的某些结论，即对于他的下列目的来说是必要的结论：确定地理组合(географические сочетания)，研究它们的特点、分布和对人类的影响。这里必须附带提一下，地理学家的任务还包括研究人类对自然景观的影响、人类在创造人工景观中的作用，以及拟定改良景观以符合国民经济需要的方法。我们同意关于景观学研究在很多情形下可以由一个良好训练的科学家来进行，但同时不能不指出，要充分深入研究这些问题，只有在几个相邻学科专家参加的综合工作组织中，才是可能的。Ф. И. 米里科夫也承认这一点；他在那篇论文中补充提到：“最好是吸收地植物学家和土壤学家作为顾问或直接参加者，来参加地域型和特区型的野外研究”。当研究在某种程度上人工的景观时，最好还有农学家参加这项综合工作；这些农学家将研究品种组成、产量和其他农业资料，并且不是一般地、而是在考虑到一定的景观单位(首先是区、地域型和特区型)的情形下，拟定实际的措施。

划分从较大单位直到区为止的各个区域景观单位，以及描述各区的地域型和特区型，——这一切就是所谓自然区划或景观区划的基本内容。用经济学资料进行矫正之后，自然区划可以作为农业区划的基础。

自然区划或景观区划，如果综合进行，就应当是各种局部区划的综合或概括，即地貌区划、气候区划、土壤区划、地植物学区划的综合或概括。这样看来，在这种情形下，自然区或景观区(自然地理区)的划分，是在地貌区、气候区、土壤区、地植物学区的划分的基础上进行的。这里发生一个问题：这些局部区与以它们的综合为基础而划分的区，就是说，与景观区(自然地理区)，在多大程度上可能吻合或不吻合呢？我们将针对地植物学区来讨论这个问题。既然地植物学区划应当是景观区划的各个环节之一，所以它的各级单位应当与景观区划的各级单位平行。换句话说，正象在景观区划时那样，应当把地植物学区划的那些主要以植被为根据的区域单位和类型学单位区别开来。这样一来，地植物学区划的区域单位是：地植物学区域(植被区域)(область)，植被带(或垂直带)(зона或 пояс)，省(провинция)，县(округ)，区(район)，其次，在区的内部是植物群落大复合体，植物群落复合体，然后是植物群落，最后是植物小群聚。地植物学区划的类型学单位是：植物景观型(тип фитоландшафта)，群丛大复合体型(тип макрокомплекса ассоциаций)，群丛复合体型(тип комплекса ассоциаций)，群丛(ассоциация)，小群丛(микроассоциация)。此外，当然也应当利用地植物学分类学的类型学单位：植被型，群系纲，群系组，群系，群丛组，群丛，亚群丛(基群丛)。地植物学分类学的一套单位，与地植物学区划的一套类型学单位，仅仅在一个地点，即在这两套单位共有的统一的单位——植物群丛，才彼此交叉。两套类型学单位都有植物群丛，是因为植物群丛被采用作为整个地植物学研究的基本单位。

我们知道，植物群落是某种抽象的产物，它是人为地从生物地理群落(初级景观)分出来的，而它在生物地理群落之外并不存在。同样地，地植物学区划的一切单位，是景观区划各个单位的组成部分；它们在景观区划各个单位之外也不能存在。承认这一点之后，我们必然作出结论，这两套单位的界线应当吻合。这样看来，植被带符

合于自然带或景观带(自然地理带),因为前者是后者的植物学表现;地植物学区合于自然地理区,等等。虽然 Ф. Н. 米里科夫(Мильтков, 1956)反对这种必然吻合的意见,但他举出的例子是不能令人信服的;这些例子与其說證明真正不吻合,不如說証明某些材料的不充分。固然,也可能有一些情形,即地植物学区的界綫并不完全吻合于地貌区的界綫。这可能是因为某些植物群落正在扩大自己的面积,超出它最初形成时所处的那一地貌区的范围之外。但是,这些植物群落在扩大自己的分布区时,同时也对它们进入的那些地点的土壤和气候发生显著影响,虽然这些地点的地貌可能沒有发生重大变化。因此,甚至在这样的情形下,也不应当說土壤界綫和气候界綫与植被界綫不吻合。因此,可以认为,植被的界綫,或者換句話說,地植物学区的界綫(它们通常比土壤界綫和气候界綫較容易辨认),是确定任何景观区(自然地理区)的界綫的最好准绳。至于任何景观区的自然特点的描述,則这种描述应当首先从地貌特征开始,即从地域型和特区型开始,然后再轉到植被、气候和土壤的特征。这样看来,地貌区的确定是景观区描述的出发点,而景观区的界綫则应当根据地植物学区的界綫来确定。

## 第十三章 實驗地植物学的基本方向

我們用单独一章来专门討論實驗地植物学,是为了強調指出,这样的研究无论对于解决农业、林业和綠化实践以及对于解决地植物学理論的很多問題,都是非常重要的。B. H. 苏卡乔夫(1956)写道:“无疑,实验植物群落学具有广阔的前途,这方面的研究是极其迫切的問題。正是这个方向,看来将对实践作出特別多的貢献”(第484页)。

E. M. 拉甫連科(1959)在提到植物群落中的植物相互关系的研究时,指出,这是一項令人感兴趣的、但复杂的任务。在解决这些問題时,除了观察自然界以外,實驗也可能提供很多貢献。例如,采用一对一对的共生生物試驗的方法来研究共生相互关系,就是可取的。这一点使得我們有可能用生理方法来深刻认识共生現象。植物通过根分泌物和其他分泌物而实现的生物化学相互关系,只有用實驗才能够揭明。在研究各种不同的其他的相互关系类型时,實驗也可能有所帮助。

我們要討論的,主要不是这些研究的方法,也不是这些研究获得的結論,而是地植物学實驗发展所遵循的基本方向。

现在,實驗地植物学出现了三个基本方向:

1. 混合和單純的播种和栽植的試驗。

2. 用把非群落固有的植物栽植或加播于群落中,或把群落某些成分从群落中除去的方法,来破坏群落的組成和結構。

3. 群落周围环境的人为变化。

我們将討論属于这些方向的某些工作,来作为說明。

### 第一节 混合和單純的播种和栽植的試驗

在草甸管理、大田栽培和觀賞园艺中,多采用草本植物混合播种,认为比采用一种草本植物的單純播种为好。在各种参考书和指导书中,都举出經過試驗考驗过的这类混合草种的最好組成;这些組成对于不同土壤条件來說是不同的。某些混合草种是由5—7种或甚至更多的多年生草本植物(禾本科和豆科)构成的。标准混合草种的某一組成的选择,有时不仅根据試驗,而且要模仿植物群落,因为自然植物群落已經表现为較頑强的植物群落。在人工的組合中,一些組合表现为頑强的,并形成良好的稠密的草甸和草地;而在另一些組合中,某些植物种虽然能战胜某些其他植物种,但本身不能形成足夠数量的綠色部分。研究表明,混合草种的最大頑强性,常常可以用构成該混合草种的各个植物种的根系特点、分蘖特点、营养期长短和其他生物学特征来解释。这个方向的一些值得注意的實驗研究,从1938年起就在A. II. 謝尼

闊夫(Шенников)领导下在雅罗斯拉夫尔州博尔卡的苏联科学院植物研究所实验基地上进行。在 A. П. 謝尼闊夫、B. M. 坡尼亞托夫斯卡亚和其他科学家的一些論文<sup>1)</sup>中发表的上述工作的初步結果,也說明各个不同混合草种的稳定性的原因。例如,坡尼亞托夫斯卡亚(Понятовская, 1942)指出,直根豆科植物較容易与禾本科植物一起生长,而根状茎豆科植物和根蘖豆科植物則很难忍受与禾本科植物共处。不过,在各种直根豆科植物中間,也不是一切的种对于与长根状茎禾本科植物无芒雀麦(*Bromus inermis*)一起生长,都发生相同的反应。紫紅三叶(*Trifolium rubens*)較难忍受这样的共处,而苜蓿(*Medicago falcata*)和牛角花(*Lotus corniculatus*)則稍微容易些。某些草本植物与无芒雀麦不易共处,首先决定于无芒雀麦地下枝春季較早开始生长以及它迅速营养繁殖。另一种禾本科植物大看麦娘(*Alopecurus pratensis*),具有較短的根状茎,对豆科植物不能发生那样的有害作用;而某些豆科植物(例如 *Medicago falcata*)在与它构成組合时,甚至稍微占优势。鴨茅(*Dactylis glomerata*)具有强大的竞争能力。瑞典苜蓿在与高株羊茅(*Festuca pratensis*)混合时很好地一起生长,但在与鴨茅共处时則受到强烈損害。至于豆科植物对禾本科植物的影响,则在这方面,紅三叶(*Trifolium pratense sativum*)和牛角花(*Lotus corniculatus*)表现得最好。T. Д. 李森科(1946)举出了关于苜蓿和禾本科植物混合播种的值得注意的資料。在苏联中央黑土带和某些其他地区內,苜蓿在稠密單純播种中虽然也形成很好的草群,但几乎不結籽;而且,本来应当用于結籽的物质,却积累于根頸中,成为次年枝条的貯备物质。这种苜蓿在与禾本科牧草混合播种时,也形成稠密草群,并很好地結籽。

在沿海边区的汉卡湖沿岸平原上,由于冬季少雪,紅三叶(*Trifolium pratense sativum*)的單純播种常常冻死。可是,这种三叶草在与梯牧草(*Phleum pratense*)混合时,已經較好地度过冬季,而在与高株羊茅(*Festuca pratensis*)混合时則产生更好的結果。Г. А. 克里緬科(Клименко, 1952)的著作中举出的值得注意的数字(表 12),可以說明上述一点(在克里緬科的試驗中,曾經人工清除雪层)。

表 12 紅三叶的死亡(占越冬植株总数的百分率)(引自 Клименко, 1952)

紅三叶播种的不同方式	有 天 然 薄 雪 层 (不超过 8 厘米)		无 雪 层 (已經清除)
	1946年	1947年	
紅三叶純播	30.2	30	68
紅三叶与梯牧草混播	21.4	25	—
紅三叶与高株羊茅(1:1)混播	20.7	22	22
紅三叶与高株羊茅(1:3)混播	—	—	11

我們看到,在高株羊茅比紅三叶更多的那些播种中,紅三叶損失最少。这一点可以用高株羊茅的保护作用来解释,因为高株羊茅在接近秋季时在下层形成大量叶子。这些叶子在接近冬季时死亡,連同紅三叶死残体一起防止土壤上层过度寒冷,并在 2

1) 參閱 1942 年和以后几年的《苏联植物学》和《植物学杂志》。

月回暖时，阻止土壤增温，阻止红三叶越冬芽过早复苏。这样看来，植物残体构成的覆盖物在某种程度上弥补了没有厚而稳定的雪层的缺陷。

B. H. 苏卡乔夫及其同事在列宁格勒、彼捷尔戈甫和某些其他地点，在很多年内进行了有关研究混合播种和单纯播种的各种各样的试验。第一批试验的基本结果发表在 B. H. 苏卡乔夫的《植物群落》的最后一版(1928)中。例如，该书中指出，林业中非常普遍的稠密树群个体分化现象，在草本群聚中也发生。在林业中，大家知道，如果针对同龄纯林的多数乔木来研究乔木发育程度的某些指标，那末，就可以发现一定的规律性。例如，如果认真观察树干直径的变动情况，就会发现，大多数乔木的树干直径接近于平均直径，而很大和很小直径的乔木极少。在研究乔木高度、树冠大小等等时，也观察到完全类似的规律性；而且，这种规律性既发生在由一个树种构成的纯林中，也发生在混交林中；但在混交林中，这种规律，仅仅分别地对于每一树种来说，以及只是在该树种一切乔木都具有同一年龄的条件下，才是真实的。这个规律指出，在同龄林分中，中度发育的乔木总是占优势，而非常茂盛发育和受抑制的乔木则非常少。

直到不久以前，有关各个植物个体按不同发育程度而分配的这种规律性，仅仅在乔木树种方面是人们所知道的。苏卡乔夫及其同事的上述实验工作表明，这些规律性也发生于草本群落中。

B. H. 苏卡乔夫(1927)关于洋蒲公英(*Taraxacum officinale*)各个纯系群(在遗传上稳定、但彼此非常接近的各个变种)的试验，是非常著名的。其所以选取蒲公英，是因为蒲公英能进行无配子生殖，它丧失有性过程，能够在无受精情形下产生正常的种子。因此，甚至彼此非常接近的各个类型，也不能进行交配，并保存自己的稳定性。试验于1924年在列宁格勒分两组进行：一组是当地的各个纯系群，另一组是地理起源不同的各个纯系群。在第一组中取三个纯系群：其中一个纯系群具有非常狭窄全裂的叶子，另一个纯系群贴地生长，并具大量短茸毛，第三个纯系群则没有这些特征。这些纯系群是由该作者早在1919年和1921年采集并移栽到试验圃中的那些个体产生的。这些个体的花经过除雄；在头两代中，种子是由除雄植株产生的，后来，则是由非除雄的植株产生的。1924年7月初，采集种子，并把它们播种在播种箱中；到7月底，把实生苗从播种箱中移栽到试验小区的均匀条件下。当时进行了由一个纯系群构成的单纯栽植，也进行了由全部三个纯系群构成的混合栽植。此外，在这两种情形下，都举行两种栽植密度的试验：3×3厘米和18×18厘米(株距和行距)。有两个重复。1924年和1925年，清除杂草，1926年已经几乎没有杂草。1926年的观测表明：第一，这三个纯系群的生活强度完全不同，第二，生活强度随着单纯栽培或混合栽培以及稠密栽培或稀疏栽培而发生变化。例如，在单纯稠密栽培中，纯系群B表现得最为顽强；相反地，在单纯稀疏栽培中，这个纯系群表现得最软弱，个体死亡率最大。在单纯稀疏栽培中，纯系群C表现得最为顽强。这个纯系群在混合稠密栽培中表现得最顽强；而上面已经指出，纯系群B则在单纯稠密栽培中表现得最顽强。至于纯系群A，则它在一切试验中都占中间地位。纯系群B和C的相反习性，使得B. H.

苏卡乔夫有可能作出結論：“純系群內生存斗争时在存活方面最頑強的那一純系群，在純系群間斗争时表现得最軟弱”(第 202 页)。

可是，除了計算死亡个体以外，还必須注意存活个体的表现如何。这一点是借助于量度植株以及計算花序数和花序中的果实数来进行。当时发现，在这些特征方面，各个純系群也表现得不同。在第二組試驗中，采用了同一种蒲公英的 5 个地理起源不同的純系群；在这組試驗中，也发现各个純系群的习性方面的显著差异。

总之，B. H. 苏卡乔夫作出了一个极其值得注意的結論：“必須把由一个純系群构成的單純草群中的生存斗争条件，与由不多的純系群构成的混合草群中的生存斗争条件，严格区别开来”(第 215 页)。我們附带提一下，这一点表明，一个植物种各个体之間的相互关系，可能极其不同；它决定于这些个体属于一个或几个变种，也决定于某一变种的特点。当然，在这种情形下，各变种相互杂交的可能性或者它們杂交的不可能性，也具有巨大的意义，就象在蒲公英試驗中所发生的那样。

A. A. 普洛特尼科夫(Плотников, 1949) 报导的巢菜和燕麦的混合播种和單純播种的試驗結果，是非常值得注意的。試驗是在 1947 年在伊凡諾夫斯基农学院試驗场上的一些面积各为 2 平方米的小区上进行的。在 1 平方米的面积上，配置了巢菜、燕麦或巢菜加燕麦的 250 植株到 1000 植株。然后，从每一不同处理中各取 50 株来秤重。这时发现，在單純播种中和在混合播种(1:1)中长成的无论巢菜和燕麦，都随着营养面积的縮减(就是說，增加单位面积株数)，而始終減輕植株重量；而且，无论平均植株的重量和最小及最大植株的重量，都是如此。此外，茎越密，最大植株和最小植株的重量的差异就越小。在較稀疏播种时，个体分化最大。这位科学家在 1940 年举行的亚麻試驗，也表明类似的规律性。在不同的营养面积上栽培亚麻；亚麻茎的量度表明，在 1 平方米超过 1,000 个茎的稠密播种下，植株平均长度减小，此外，茎在高度方面的分化也减小，就是說，植株在大小方面变得較为整齐。个体分化只有在較稀疏播种时才发生；該作者推測这一点的原因，认为它是由于个别植株利用在稀疏播种下造成的有利环境条件的能力不同。

普洛特尼科夫在比較巢菜和燕麦的混合播种和單純播种时，确定：巢菜植株在与燕麦混合播种时，比在單純播种时具有輕得多的重量。至于燕麦，则相反地，它在与巢菜混合播种时，表现出較茂盛的发育。由此得出結論：在該条件下競爭能力較强的燕麦，在混合播种时发育得較好，并使巢菜稍微受到抑制。該作者还研究了燕麦和巢菜在混合播种和單純播种中的各个生长期內的光合作用生产率(根据每一平方厘米叶面的物质絕對重的克数)。当时发现，巢菜在最大增长的时期內的光合作用生产率，在与燕麦混合播种的条件下大大降低，而相反地，燕麦的光合作用生产率在类似条件下则更加提高。

飼用植物或其他植物的人工群聚的頑強性和单位面积产量，决定于很多因素，其中起着显著作用的因素如下：(1)群聚的各个种对该土壤气候条件的适应性，(2)在生物学上相互补充的各个种的选择，(3)每一个种各个体的配置特征。

A. II. 謝尼闊夫和Phi. X. 巴赫捷耶夫(Шеников и Бахтеев, 1951)发表了他們在

1950 年在卡門草原的 B. B. 道庫恰耶夫中央黑土帶耕作研究所的土地上進行的值得注意的觀察和試驗的第一批結果。這些作者指出，要在禾本科豆科混合牧草田地存在的整個時期內使禾本科牧草和豆科牧草之間保持要求的數量比例，是困難的，這種困難直到現在還沒有克服。甚至在牧草沒有連續兩年以上佔據某一田地的那些草田輪作中，在第一個夏季內占優勢的通常是豆科牧草，而禾本科牧草則很少；然而在第二個夏季，相反地，占優勢的是禾本科牧草，而有時還有雜草。雖然該研究所的田地上的牧草播種的農業技術水平很高，但那裡仍然不能達到對混合牧草的一切成分都充分有利的條件。例如，在冬小麥覆蓋下的牧草晚夏播種的情形下，用拖拉播種機進行的播種，導致各種牧草種子的不均勻分布：如果說，小麥的各行很快就均勻出現小麥幼苗，那末，牧草的各橫行則有些地方有稠密的苗，而有些地方完全沒有苗。駝喜豆的大種子和苜蓿或禾本科牧草的小種子，播種於土壤中的同樣深處。小麥幼苗通常比牧草幼苗多些，或者至少同樣多；這一點導致小麥過於強烈遮陰牧草，因而降低牧草單位面積產量。然而，如果小麥播種得較不稠密，那末，這一點導致小麥產量的減少，這也是不容許的。因此，產生了一項任務，即適當地配置小麥和牧草，使得小麥產量和牧草產量都尽可能最高。

根據這個目的，這些作者按照下列的方案建立了試驗：

(甲)牧草的單純(不混合)播種：寬穗冰草(*Agropyrum pectiniforme*)，無芒雀麥(*Bromus inermis*)，無根狀莖冰草(*Agropyrum tenerum*)，苜蓿(*Medicago sativa*，“格里姆-札伊凱維奇”品種)，南高加索駝喜豆(*Onobrychis transcaucasica*，“87/1”品種)；

(乙)禾本科豆科牧草的成對混合播種(每組兩種)以及一組三重混合播種，各個成分都播種在共同的行中；

(丙)同樣的混合播種，但各個成分播種在單獨的彼此間隔的行中(一行禾本科牧草，一行豆科牧草)；

(丁)同樣的混合播種，也播種在單獨的行中，但一行豆科牧草與二行禾本科牧草間隔着。

1950 年 4 月 16—17 日用馬拉播種機在面積為 20 平方米而沒有覆蓋作物的各個小區上進行了播種。有三個重複；同時，試驗了下列三種配置方式：I. 行中株距 2 厘米，行距 15 厘米；II. 行中株距 4 厘米，行距 15 厘米；III. 行中株距 2 厘米，行距 30 厘米。播種植株的觀察按照下列的計劃進行：(1)物候觀察，(2)在各行的同一些 1 米的一段上周期性地計算個體，(3)周期性地從土壤中把植株連同深達 50 厘米的根系一起挖出，然後洗滌根系，並詳細研究每一植株的地上部分和地下部分(重量、大小、葉數等等)，並把它們壓成標本，(4)田間描述，(5)測定全部混合牧草綠色部分的重量，(6)分析綠色部分，(7)分析花序，等等。這些作者測定了單純播種和各種不同混合播種在其生活第一年內的平均單位面積總產量，獲得了極其值得注意的結果。單位面積產量折算成每公頃公擔的數字如下：

多年生牧草的單純播種	產量(公擔/公頃)
苜蓿(格里姆-札伊凱維奇品種)	33.0
南高加索駝喜豆(第 87/1 号品種)	20.0
無芒雀麥(第 2 号)	22.0
寬穗冰草(第 8 号)	9.0

同一行中的混合播种

苜蓿 + 冰草	26.0
苜蓿 + 雀麦	28.0
驴喜豆 + 冰草	20.0
驴喜豆 + 雀麦	23.0
驴喜豆 + 冰草 + 苜蓿	27.0

单独的彼此间隔的行中的混合播种

(一行豆科牧草, 一行禾本科牧草)

苜蓿 + 冰草	30.0
苜蓿 + 雀麦	31.0
驴喜豆 + 冰草	20.0
驴喜豆 + 雀麦	21.0
驴喜豆 + 冰草 + 苜蓿	26.0

单独的彼此间隔的行中的混合播种

(一行豆科牧草, 二行禾本科牧草)

苜蓿 + 冰草	24.0
苜蓿 + 雀麦	29.0

从这些資料中可以看出, 苜蓿和驴喜豆在各个不同处理中表现得不同。苜蓿在单纯播种中的产量最高(33 公担/公顷); 驴喜豆单纯播种的产量(20 公担/公顷), 比驴喜豆和雀麦混合播种的产量(21—23 公担/公顷)低些。驴喜豆 + 冰草 + 苜蓿的混合播种产生很高的单位面积产量, 特别是它们在同一行中混合播种时更是如此(27 公担/公顷)。苜蓿 + 雀麦的混合播种, 在一行苜蓿与一行雀麦间隔播种时, 产生最高的产量(31 公担/公顷)。同一个混合播种, 在一行苜蓿与二行雀麦间隔播种时, 产生稍微低些的产量(29 公担/公顷); 这两种植物在同一行中混合播种时的产量更低(28 公担/公顷)。正象这些作者所报导的, 他们的試驗繼續扩大进行, 不但包括大田作物混合播种, 而且包括牧草混合播种, 另外还增加有覆盖作物的試驗。

最近, 无论在混合播种时和在单纯(单种)播种时, 植物配置方式受到非常重視。苏联农业先进工作者的經驗表明, 对于禾谷类作物最好采用交叉窄行播种, 对于玉米、向日葵、蓖麻、马铃薯和其他中耕作物最好采用正方形丛播, 而对于荞麦和黍则最好采用宽行播种。《社会主义农业》报 1952 年 4 月 9 日的編輯部文章指出, 禾谷类作物交叉窄行播种, 无论在南方和东南方的干旱地区内, 在潮湿的非黑土带内, 在乌拉尔, 在西伯利亚, 到处都表现为高度有效的。就小麦来说, 这种方法平均提供每公顷 3—5 公担的增产量。这一点可以这样来解释: 在交叉窄行播种时, 植株在田地表面分布得较为均匀。然而, 在采用这种方法时, 单位面积的播种量比在采用普通条播时的播种量高出 15—20%。至于为中耕作物而建議的正方形丛播, 则这种播种在本质上是使植株成丛地配置在正方形或长方形的四角上; 采用这种新播种方法时的玉米单位面积产量, 提高 10—30%; 根油菜、飼用南瓜和其他中耕作物的单位面积产量也提高。黍和荞麦的宽行播种法, 也提供頗大的增产量, 并保証节省种子; 在采用这种方法时, 单位面积上播种的种子比在采用普通播种方法时少得多。

这样看来，人工群聚[无论是混合播种或单纯(单种)播种]中的植株配置特征，对植物的发育及其单位面积产量发生很大的影响。同时，最有效的配置方式对于植物的各个不同生物学类型来说是不同的。必须认为，在拟定人工混合群聚中的最好配置方式时，除了举行相应的实验以外，还必须向自然界学习，即研究自然群落中的各个不同种的配置(在自然群落中，对一切成分最有利的配置方式，是在很多世纪的期间内逐渐形成的)。同时，必须特别注意成层性特征和组合性特征，就是说，注意植物群落的各个种在各个小群聚中的配置。

混合群聚和单纯群聚的特点的问题，在造林实践中，其中包括在营造护田林带的实践中，具有很大意义。Ф. Н. 哈里托诺维奇(Харитонович, 1948, 1949)在分析 Н. П. 柯布兰诺夫(Кобранов)早在1914年就在马里乌波尔农林土壤改良试验站的土地上举行的试验时，作出了结论：在草原造林中的櫟树和洋槐之间，发生着“残酷的种间斗争”，洋槐是这个斗争的胜利者。同时，櫟树作为洋槐的抑制者，对洋槐提供了这样的帮助：它以自己的宽大叶子，加强土壤遮阴，因而削弱冰草和其他杂草。哈里托诺维奇提到 Г. Н. 索索茨基(Висоцкий)早在十九世纪末期在大安纳多里进行的观察；索索茨基观察到，单纯的洋槐林由于冰草使土壤生草化而死亡，但在把櫟树加入这些林分中的时候，洋槐的抵抗性增加。櫟树甚至与桦树、高桦、榆树、桦叶槭和某些其他树种，也发生种间对抗作用。同时，櫟树在与美国白蜡、椴树、梨树、鹅耳枥、栓皮槭、皂莢混合播种时，并不受到抑制。象椴树、鹅耳枥、栓皮槭那样的树种，本身是耐阴树种，不是櫟树的严重竞争者，而且会帮助櫟树抑制杂草。皂莢、美国白蜡和梨树，虽然也抑制櫟树，但比洋槐、高桦、桦树等等软弱些。尖叶槭在与櫟树一起在草原上栽植时，在最初10—15年内会抑制櫟树，因而可能导致櫟树的死亡。可是后来，如果櫟树借助于人类的帮助而保存下来，那末，尖叶槭将处于櫟树的林冠下，并且很好地遮阴土壤，帮助櫟树对杂草进行斗争。最后，还指出必须在混合的草原人工林中加入灌木，以加强对杂草的斗争。

还在不久以前，一个、两个或很多植物种的各个体之间相互作用的某些特点，仍然用它们之间的斗争或竞争的强烈程度来解释，或者用各个不同种的各个体对某些环境条件的不同适应性来解释。可是，正象上面已经指出的，最近，人们越来越注意一个极其重要的因素，即各种植物彼此间借助于根分泌物、叶分泌物和其他分泌物的化学影响。曾经发现，某些植物种的不易共处，常常与其说可以用它们为光线、水分和营养物质而竞争来解释，不如说可以用它们的相互或单方面的不利化学影响来解释。相反地，在另一些情形下，却观察到直接或间接表现的有利化学影响。根据 М. С. 杜宁(Дунин, 1952)的报导，在印度采用的借助于在棉花行间同时播种乌头叶菜豆的方法来防治棉花根腐病的方法，可以作为上述有利化学影响的例子。在这种情形下，棉花感染根腐病的程度减少到1/20—1/60，皮棉产量大大提高。

另一方面，一些植物对另一些植物的不利影响的情形，很久以来就为人熟悉；而且，绝不是一切情形都可以用竞争来解释。例如，彼得·克列先西(Pietro de Crescenzi)早在十四世纪就指出，葡萄在与甘蓝共处时受到损害；这一点也为不久以前

的观察而重新得到証实(Чернобрищенко, 1956)。德国植物生理学家莫里什 (H. Molisch) 1937 年对这一切問題作了第一次概述；他发表了《一种植物对另一种植物的影响》。“Allelopathie”<sup>1)</sup> 这一术语(表示植物相互影响)，就是莫里什拟定的。荷兰植物学家丰凯(Funke, 1943) 也非常注意这个问题。根据他的研究，洋艾 (*Artemisia absinthium*) 把苦艾素(糖甙)分泌入土壤中，抑制与它共处的很多植物。Г. Ф. 高泽 (Гаузе, 1944) 把这一研究方向叫作化学生物群落学。在专门討論这个问题的最新著作中，可以举出两本：德国科学家格魯墨 (Grümmer, 1953) 的著作(俄譯本在 1957 年出版)，以及乌克兰谷类栽培科学研究所研究人員 C. И. 切尔諾布里文科 (Чернобрищенко, 1956) 的著作。克納普(Knapp)的《实验高等植物社会学》(第一卷于 1954 年在什图加特出版)，也非常注意这个问题。

克納普举行了一組关于一个植物种和各个不同植物种的发芽种子的相互影响的試驗(图 40)。在一些彼得里培养皿中各放上一张用蒸馏水浸湿的滤纸，并在滤纸上播种。大部分有六个重复。选用紫羊茅 (*Festuca rubra*)、鴨茅 (*Dactylis glomerata*)、洋艾 (*Artemisia absinthium*)、洋葱 (*Allium cepa*)、烟草 (*Nicotiana tabacum*)、白三叶 (*Trifolium repens*)、多花黑麦草 (*Lolium multiflorum*)，来研究一个种的发芽种子的相互影响。曾經試驗这些种的單純播种的不同密度，就是說，在每一彼得里培养皿中分別放入 2, 10, 50 和 250 粒种子。經過从 4 天到 12 天之后，对試驗进行观测。图 40 表明研究的大多数的种的結果。我們看到，在 6 个种中只有一个种，即洋葱，在增加播种密度时，强壮幼苗数目显著减少；其余 6 个种(其中包括沒有在图上表示的鴨茅)，在播种密度增加时，或者几乎不引起强壮幼苗的减少，或者相反地(多花黑麦草，特別是烟草)，甚至导致强壮幼苗数目的增加。健壮幼苗在播种密度增大时沒有减少，証明在这些条件下并沒有爭取水分、光綫和营养物质的所謂競爭。何況这里也不可能发生競爭，因为試驗只进行 12 天，在这个期間內，幼苗仍然可以利用种子的养料貯藏；此外，幼苗还来不及长高到足以彼此遮阴，而水分在經常湿润滤纸的条件下也总是充分的。因此，洋葱健壮幼苗数目随着播种密度增大而显著减少，也不应当用競爭来解釋，而应当用幼苗彼此間的不利化学影响来解釋。克納普恰恰倾向于这样的解释；他在这里引述了

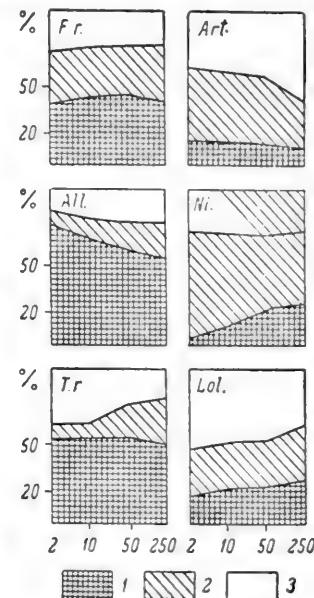


图 40 一个植物种單純播种中 的发芽种子的相互影响  
(引自 Knapp, 1954)

横坐标軸：一个彼得里培养皿 中的种子数目(对于洋艾和烟草來說，是半个彼得里培养皿)；

纵坐标軸：幼苗或种子的数目的百分率。

1.健壮幼苗； 2.衰弱幼苗； 3.未发芽种子。

F.r. —— *Festuca rubra*; Art. —— *Artemisia absinthium*; All. —— *Allium cepa*; Ni. —— *Nicotiana tabacum*; Tr. —— *Trifolium repens*; Lol. —— *Lolium multiflorum*。

1) 語源于希腊語：“allelo”(相互)和“pathie”(影响)。

曾經发现洋葱的所謂植物杀菌素分泌物的 B. II. 托金(Токин)的說法。另一方面,烟草健壯幼苗数目随着播种密度增大而显著增加,也可以用幼苗彼此間的有利影响来解释。

克納普还研究了这 7 个植物种在混合播种中的发芽种子的相互影响。当时試驗了这些种的各个不同組合,每一組合有两种,并用每一种的單純播种作为对照。在每一彼得里培养皿中,把两个种的 52 粒种子播种在一起,在种子很小(洋艾和烟草)的情形下;則把种子数目增加一倍。这个試驗表明,洋艾的发芽种子在大多数情形下降低了其他种的发芽能力;这一点从前就为其他科学家指出了。只有洋葱才在洋艾影响下仅仅稍微降低发芽率。同时,洋艾在單純播种中表现得相当頑強。在与其他种构成的一切組合中,洋艾的发芽率比在單純播种中低些。洋葱是大多使其他植物种很难发芽的第二个种,它降低了白三叶、鴨茅和紫羊茅的发芽能力。这三种植物也受到烟草发芽种子的抑制。多花黑麦草表现得很特殊。它显著抑制了洋艾和烟草;相反地,白三叶和鴨茅在与多花黑麦草一起时却发芽得較好。白三叶和紫羊茅本身在一起播种时,大多彼此促进发芽,或者彼此沒有影响。一般說来,克納普发现,在自然群落中一起生长的植物,例如白三叶、紫羊茅和鴨茅,并不相互抑制,或者在栽培条件下甚至发生有利的相互影响。还发现,在发育初期迅速生长的那些种,对其他种发芽种子的作用沒有什么反应;抑制很多其他种的多花黑麦草和洋葱,就属于这样的植物。根据克納普的观察,各个不同植物种的互惠和互避,在很大程度上也与它們的根系有关,更准确地說,与根际有关。可以区分出三个等級: (1)根系良好接触, (2)完全逃避,(3)无所谓。同时,在自然群落中一起生长的各个种,通常表现为根系良好接触。白三叶幼苗的习性大大决定于伴生的植物,这一点也是值得注意的。在与多花黑麦草、紫羊茅和鴨茅一起发芽时,白三叶的幼苗是笔直的,大多具有粗細均匀的长的胚軸,具有良好发育的曲折的根。白三叶在与洋艾一起发芽后的幼苗,其一切部分都較粗,根較短。白三叶在与洋葱种子一起发芽后的幼苗,非常整齐而引长。

1958 年,我在远东大学植物實驗室內举行了关于几种豆科牧草和禾本科牧草一起发芽的兩組試驗。种子是播种在彼得里培养皿中的經過洗滌和煅烧的河砂上。第一組試驗在 6 月初进行,持續 12 天;第二組試驗在 9 月下半月进行,持續 14 天。在第一組試驗中,在每一彼得里培养皿中的整个砂面播种 1, 2 或 3 种牧草的 45 粒种子,种子彼此間距离相等(借助于划綫器)。每一粒种子占 1.5 平方厘米。在第二組試驗中,种子不是在整个砂面播种,而是成丛播种,每一丛面积为 1.4 平方厘米。在每一彼得里培养皿中,播种 4 丛,每一丛中播种 1 或 2 种的 16 粒种子。在这里,每粒种子占 0.08 平方厘米,就是說,播种密度为在第一組試驗中的 18 倍。每一植物种的种子都選擇得在顏色和大小上均匀的。同时注入同等数量的雨水,使基质保持中度潮湿状态。兩組試驗都有四个重复。在每一組試驗中,計算正常幼苗和受抑制幼苗以及未发芽种子的数目。有一些試驗,离差不出容許的范围以外,而且这些試驗在兩組試驗中都达成相符合的結果;結論就是仅仅根据这些試驗作出的。試驗表明,紫紅三叶在与梯牧草或高株羊茅混合播种时(或者与这两种一起混合播种时)的健壯幼

苗数目, 为在单纯播种时的两倍; 而杂三叶在同样情形下则为 1.5 倍。至于白三叶, 则相反地, 它在单纯播种时的健壮幼苗, 还比在与梯牧草和高株羊茅混合播种时多出百分之几。可以认为这一点与白三叶的下列特性有关: 白三叶在野生或野生化状态下也形成稠密的一层, 其中混杂的通常不是梯牧草和羊茅, 而是六月禾。

上述试验还表明, 如果说, 梯牧草和高株羊茅的幼苗对紫红三叶和杂三叶的幼苗发生有利影响, 那末, 这两种三叶草的幼苗对上述禾本科植物几乎不发生有利的影响, 而且也不抑制它们。显然, 这些三叶草对与它们一起生长的禾本科植物的有利影响, 开始得晚些, 即当这些三叶草的根上形成细菌性根瘤的时候。

在试验中, 幼苗没有遭受水分亏缺, 也不可能为养料而相互竞争, 因为它们的营养仅仅依靠光合作用和种子中的养料贮藏。在第一组试验中, 幼苗甚至彼此没有接触。因此, 幼苗的相互有利影响或不利影响, 只可以用化学分泌物的作用来解释, 就是说, 用所谓 Allelopathie 来解释。

格鲁墨(Grümmer)提出“抑素”(колин)这一术语, 来表示高等植物的那些对其他高等植物发生影响的新陈代谢产物。应当把抑素与植物杀菌素(фитонцид)区别开来, 后者是高等植物的分泌物, 对微生物发生影响; 也必须把抑素与抗菌素(антибиотик)区别开来, 后者是微生物的分泌物, 对其他微生物发生影响。最后, 消瘦素(маразмин)是一个特殊的类别, 它是微生物的分泌物, 对高等植物发生影响。可是, 尽管可以这样划分, 但必须记住, 同一种物质在很多情形下显然可能含有两种或甚至几种上述分泌物的特性。

H. A. 克拉西里尼科夫(Красильников, 1958)在各种不同植物的根所分泌的物质中, 举出碳酸、磷酸、蚁酸、草酸、糖、醛、乙醇、氨基酸、单宁、植物碱、维生素和其他还没有研究的物质。

各种植物通过根分泌物和其他分泌物而发生的相互影响, 还由于在这个过程中总是有微生物参加而变得更加复杂。A. A. 察索文娜亚(Часовенная, 1951a, 1951b)发表了专门讨论这个问题的值得注意的研究。她的工作包括三组观察。

1. 观察种子发芽; 这些种子播种在彼得里培养皿的潮湿底部, 培养皿用盖盖上, 盖的内面铺上一张潮湿滤纸, 以造成湿室环境。

2. 观察幼苗根的水平分布。为了这个目的, 种子也播种在彼得里培养皿中, 但不是直接播种在裸露底部, 而是播种在潮湿的果园土中。

3. 观察根的生长和垂直分布。种子播种在特殊制备的玻璃盒中, 玻璃盒糊上不透光的纸。

我们将讨论其中的一些结果。在第一组观察中, 当紫红三叶、梯牧草、冬黑麦的种子催芽时, 在播种后第一昼夜的下半期内, 膨胀种子的周围, 特别是胚附近, 就已经出现无数的微生物。从胚根发育初期起, 微生物就主要大量聚集在根尖周围, 特别是在根毛末端周围。这显然是因为根分泌物恰恰是在根的这些部分最多。根端周围的微生物群的摄影非常复杂。应当把显微镜的物镜接近水面, 但不要浸入水中, 因为这样可能容易破坏微生物的自然排列情况。在第二组和第三组的观察中, 曾经发现, 禾

谷类作物的根在彼得里培养皿底部并不是杂乱无序地分布着，而是彼此紧贴着，形成集结(交織)；在这些集结物之間还可以看到无根的土壤。一种植物的根的相互接近，从胚根发育初期起就可以观察到。在冬性作物(黑麦和小麦)方面，这种情况特别显著；而且，根的集结不但发生在一个个体的根系范围内，而且发生在各个不同个体的根之間。同时，在大多数情形下，单独的根的增长，大大落后于集结生长的根的增长。A. A. 察索文娜亚(1955)认为这一点的原因在于根周围发育的微生物区系。在显微镜下观察时，她发现，在根相互接近的地点，根毛似乎朝向微生物群，有时甚至整条根弯向微生物群。至于微生物本身，则微生物群显然出现于根分泌物較多的地点。察索文娜亚假定，根的相互接近，对于一种植物的各个体來說較为典型。至于不同种的个体，则既可以观察到它们的根的相互吸引，也可以观察到相互排斥。这一点显然决定于在各个根际中造成的环境的相似程度或差异程度。察索文娜亚引述 M. B. 布林科娃(Влинкова)的报导：在一个集体农庄中，在观察苜蓿和覆盖作物的根发育进程时，虽然这两种植物的种子由于播种前經過湿润，落在土壤中是粘在一起的，但苜蓿和覆盖作物的苗和根都伸向不同的方向，而植株是在彼此相隔一定距离处固定的。

H. A. 克拉西里尼科夫(Красильников, 1958)在其关于土壤微生物及其与高等植物的相互联系的巨大专题著作中，写道：在根际中，“土壤在物理特性、化学特性和生物学特性方面，大大不同于根分布层以外的土壤。在根际中造成了根吸收和分泌物质的另一些条件。……結果，微生物在植物的土壤营养中，与动物有机体的消化系統执行着同样的功能”(第 274 页)。

除了借助于植物一起播种的方法来研究植物的相互影响以外，某些科学家还利用另一种方法：用另一种植物的提取液来浇灌植物。A. Я. 特里布恩斯卡亚(Трибунская, 1953)确定，用煮沸或在冷水中研碎方法制成的蒿类提取液，經過 4—5 天后，就对锦鸡儿和松树的种子发芽率和幼苗生长发生抑制作用。含大量单宁物质的岩白菜根状茎和槭树种子的提取液，引起更大的抑制。同时，大麻的营养性部分和洋葱鳞茎的提取液，则沒有表现出显著的抑制作用；这一点也許可以用試驗的短期性或試驗方法的不完善来解释。特里布恩斯卡亚发现，在把含大量单宁物质的植物部分直接放入冷水中的时候，单宁物质就从植物部分中进入溶液。因此，她作出結論，在自然界中，单宁物质，特別是植物死組織的单宁物质，也容易进入土壤中，并可能对其他植物发生抑制作用。特里布恩斯卡亚还注意到，在自然界中，单宁物质从櫟树那样的树种的雕落叶子中大量淋溶出来，而这一点必然影响林冠下的草本植被。

Л. И. 維戈罗夫(Вигоров, 1950)用匍匐冰草(*Agropyrum repens*)和洋艾(*Artemisia absinthium*)的根状茎的提取液浇灌了锦鸡儿的两月实生苗。提取液是这样制备的：把根状茎碎段和水一起研磨，然后把汁液过滤，并稀释到提取液最后体积相当于 10 克根状茎鮮重折合 100 毫升。锦鸡儿的实生苗处于搪瓷培养皿和播种箱中的灰色森林土中。提取液加入的数量，必須使土壤湿度在每次浇灌时达到最大持水量的 45%。用提取液浇灌，特別是用洋艾提取液浇灌，很快就导致锦鸡儿一部分实生苗叶子变黃，生长停止和死亡。可是，該作者本人也指出这个試驗的缺点。問題在于

在用匍匐冰草提取液浇灌时，在播种箱中观察到霉菌和细菌的大量繁殖，这一点大概是由于提取液中含有碳水化合物。当然，这样就造成了破坏试验纯度的外来因素。不过，维戈罗夫也举行了冰草和锦鸡儿一起栽培的试验。如果说，锦鸡儿实生苗在对照播种中的平均高度是16厘米，那末，在与冰草混合播种中，它们的平均高度仅仅是9厘米，此外，它们的很多叶子脱落，而某些实生苗在试验结束前完全停止生长。

## 第二节 借助于把非群落固有的植物栽植或加播于群落中或者把群落某些成分从群落中除去的方法来破坏群落的组成和结构

在美国，这样的实验是从1903年起在真普列利群落带内在克列门茨(Clements)以及后来在威卫尔(Weaver)的领导下开始的。采用的方法如下：在自然群落中加播种子，在自然群落中补充栽植幼龄实生苗以及不同年龄的成年植株，移植群落的一部分，在试验盆和小畦中播种以研究一个群落和各个不同群落的各个种之间的“竞争”(competition)，等等。结果发表在克列门茨、威卫尔和汉森(Clements, Weaver a. Hanson, 1929)的巨大专题著作中。我们这里将不讨论这一切资料，而仅仅限于简短提及其中一些资料。

在其中的一个试验中，把灰冰草(*Agropyrum glaucum*)、格兰马草(*Bouteloua gracilis*)和野牛草(*Buchloë dactyloides*)的单纯植丛切成整段生草块，面积从1/8平方米到1/2平方米，深15厘米，并把它们移植到低位真普列利群落的高草中间的根据整段生草块大小而事先制备的坑中。起初，它们非常习惯地生活着；但后来，在同一季节内，它们的外围就开始受到悬垂于其上的高草所抑制。当时，灰冰草比格兰马草和野牛草生活得稍微好些。高株的禾本科植物逐渐侵入移植的生草块中，并越来越抑制它们。因此，这些作者作出结论，真普列利群落的顶极群落和亚顶极群落，在能够很好地抵抗非它所固有的植物种侵入的意义上，是密闭的。但是，当移植的种不是其他普列利群落型所固有，而是该普列利群落型所固有的时候，这些种就非常习惯地生活着，而且损失很少，因为它们在生长速度、高度以及整个外貌方面都接近于其竞争者。另外还举行了把森林乔木和灌木加播和栽植于最邻近的普列利群落草本群落中的试验。为了进行这些试验，选择了森林和普列利群落之间的自然接触地点。在低位真普列利群落中，各行乔木实生苗，在它们播种或栽植后经过三年，在没有采用任何辅助措施的情形下只保存8%，在灌水的情形下保存21%，在把它们周围的草剪除的情形下保存38%，在把草剪除和覆盖地面的情形下保存69%。由此作出结论：乔木和灌木在自然条件下很难从相邻森林中侵入低位普列利群落。只有沿着小河岸或者在禾本科植物不侵入或植被受到破坏的那些淹水地段上，乔木和灌木才可能侵入。在较不潮湿的高位普列利群落中，乔木和灌木的实生苗的存活率，甚至在灌水、剪除生草或覆盖地面的情形下，也仅仅大约是10%。只有在特殊有利的条件下，例如在灌丛的保护下，即在光照不那么强的地点，实生苗的存活率才达到30%，甚至达到37%。可是，某些旱生灌木，在森林和普列利群落之间形成自然边缘带，它们在移植

到高位普列利群落、而不是低位普列利群落的情形下，能很好地存活。但是，甚至这样的林沿灌木在自然条件下也完全不能侵入真普列利群落中。按照这些作者的意见，只有在极其潮湿的年份，这样的侵入才是可能的，而且也只是在很少的程度上。正象上面已經指出的(在《植物群落的动态》一章中)，某些野生动物，特別是破坏生草层完整性和挖松土壤的挖土啮齿类动物，能够促成灌木和乔木侵入草原群落中。但是，克列门茨及其同事們并没有考虑到这个重要因素。

“剪除样方”(обнаженный квадрат)法是把群落一些成分从群落中除去的一种极端的情形。把1平方米的样方剪除，只留下一个种的一个唯一个体或若干个体。在留下的植株周围，除去整片生草层至少到1厘米深处，把生草块翻轉，并切成小块，以便覆盖。随着覆盖层出现幼苗，要把这一切幼苗除去。这样一来，覆盖层連續2或3年保持純淨。曾經发现，留在样方上的植株，比在稠密群落中生长得較为茁壮得多。例如，分叉須芒草(*Andropogon furcatus*)、俯垂須芒草(*A. nutans*)和*Spartina cynosuroides*的高度，在多雨年份內超过它們在普列利群落中的高度的一倍。因此，这些作者作出結論，競爭的消除大大改良普列利群落的个别植物种的生活条件。旱生的矮生禾本科植物格兰马草(*Bouteloua gracilis*)，在真普列利群落帶內，只有在强烈放牧或經常割草或不十分潮湿的地段上，才生长得較好。但是，当它留在其周围都剪除的样方中的时候，甚至在非常潮湿的情形下，它也生长得很好。

关于这一点，还必須提到1938—1939年A. B. 普罗佐罗夫斯基(Прозоровский)在博尔卡(雅罗斯拉夫尔省)的苏联科学院植物研究所實驗基地上举行的极其值得注意的試驗。在這裡的伏尔加河河谷中的一块河漫滩中間，選擇了一个高的长丘。长丘的斜坡上部和平坦頂部，分布着含沟叶羊茅(*Festuca sulcata*)的草原群落，往下面，先过渡成草原化草甸群落，然后过渡成草甸群落：在坡地中部，以六月禾(*Poa pratensis*)和梯牧草(*Phleum pratense*)占优势，而在坡地下部，则以大看麦娘(*Alopecurus pratensis*)、小糠草(*Agrostis alba*)和梯牧草占优势。这样看来，从长丘的頂部到坡脚，可以追溯出一个清楚表现的生态系列。1938年秋季，A. B. 普罗佐罗夫斯基在这个生态系列内部进行了由一个群落到另一群落的生草层移植。移植的生草块的宽和长是30×30厘米，厚10—15厘米。試驗表明，移植到草原群落中的草甸中生植物，比移植到草甸群落中的草原旱生植物生长得較不好。例如，移植到草甸群落中的沟叶羊茅，不但在草甸群落中正常开花和結实，而且比在草原群落中发育出更多的营养性物质。只有草原蘚类的冷杉状羽蘚(*Thuidium abietinum*)，在移植到草甸群落中时受到明显的抑制。因此，普罗佐罗夫斯基作出正确的結論，大多数旱生植物显然不是“喜旱植物”，而是“耐旱植物”。它們所以出现于較干燥的条件下，首先是因为中生植物把它們从較不干旱的生境中排挤出去。換句話說，这些旱生植物的生态最适度和生物群落学最适度并不符合(А. В. Прозоровский)，或者它們的生态(可能)分布区和生物群落学(实际)分布区并不符合(Шенников, 1942)。我們看到，克列门茨等人关于把旱生的格兰马草留在相对潮湿的普列利群落型的条件下的剪除样方中的試驗，也揭明了上述的不相符合。

无论在普罗佐罗夫斯基的试验中和在克列门茨等人的试验中，都仅仅注意到群落对移植于其中的植物的影响，而很少或完全不考虑到相反的影响。在这一方面，自然草甸上加播牧草的生产试验，提供很有意义的材料。这些试验，正象有关改良草甸的很多其他试验一样，在本质上也属于实验地植物学。对于我们的目的（探索加播牧草对自然群落的影响）来说，值得注意的首先是下面的情形：在草甸上加播牧草，但不施肥，不进行任何土壤耕作，甚至不进行种子覆土。全苏饲料研究所科学工作者 A. Φ. 留布斯卡亚（Любская, 1956），报导了关于在苏联欧洲部分各个不同地区内的自然草甸上加播三叶草、牛角花、苜蓿和其他牧草的结果。例如，在这个研究所的捷津諾夫斯克试验站（莫斯科州鲁霍维茨区）中，1949年6月25日，在河漫滩草甸的排水地段生草层的第一次收割干草后，立刻把栽培的红三叶（*Trifolium pratense*）加播于生草层中。播种是密集的，折合每公顷5.5公斤种子。没有进行播种前耙地和施肥。结果，干草产量平均增加10公担/公顷；而且，三叶草在干草中的重量百分率，在播种后第三年达70%。在沿海边区（远东区）契卡洛夫区亚历山大罗夫卡村列宁集体农庄中，我们发现一个更加有意义的情形。在这里的旱地草甸上，1955年春季，在面积为9公顷的没有耕作的生草层中加播了红三叶和梯牧草，没有进行种子覆土和施肥。在加播以前，这块草甸平均产生12公担/公顷的中等干草。1957年，就是说，在加播后2年，我访问这块草甸，这时，这里的干草单位面积产量已经增加到四倍，干草平均产量是每公顷48公担。就质量来说，干草也非常好：三叶草占26%，混有野生禾本科植物的梯牧草占35%，苔草占4%，杂类草占35%。值得指出的，这块地段在1956年暂时淹水，导致了下面的结果：占优势的不是红三叶，而是杂三叶（*Trifolium hybridum*），杂三叶的种子是作为红三叶种子的混杂物而落在这里的。

苏联科学院远东分院科学工作者 A. Φ. 斯克里普岑科（Скрипченко），1955年在沿海边区伊凡諾夫区内，在旱地禾草杂类草草甸的面积为6公顷的没有耕作的生草层上，举行了春季加播红三叶和梯牧草的试验。播种量是每公顷红三叶和梯牧草的种子各10公斤。这块草甸开始产生三叶草百分率很大的良好干草，产量为25—30公担/公顷；而对照地段的产量只稍微超过10公担/公顷。后来，我决定查明加播的牧草在三年后（即1958年）在草甸草群中的分布情况：它们进入哪一些小群聚中，它们与哪些野生种直接相处。我们将不涉及这些研究的方法，而将仅仅指出，已经确定了一些值得注意的规律性。当时发现，红三叶最常成群分布，而不混有其他植物种。其次，也可以观察到它与禾本科的野古草和芒一起生长。至于与三叶草一起加播的梯牧草，则它几乎全部从草群中消失，而三叶草则保存得很好。把这个试验的结果与我们举行了很多其他试验的结果进行比较，可以作出结论：在沿海边区的条件下，只有在自然生草层由于翻土耕作或犁耕而受到破坏的那些草甸上才可以加播梯牧草。

关于乔木栽植对草原和半荒漠的自然群落的影响，特别是最近几十年来，已经收集了大量材料。在这一方面，我们已经在不同植物群落的相互影响一章中简单提及了。当时指出，如果在草原上栽植乔木，是在远离自然森林地段的地点上进行，那末，甚至在乔木林冠造成强烈遮阴的情形下，人工栽植的树群中也通常不能形成森林类

型的草本层。这一点可以用森林草本植物无法侵入这里来解释。我們曾經举出查波罗什州瓦西里耶夫卡村附近的羊茅針茅草原中間的超过 50 岁龄的人工栽植林, 来作为例子。A. Г. 戈洛甫科娃(Головкова, 1955)研究了楚依河谷(吉尔吉斯共和国)蒿类短生植物半荒漠的各个群落中間的人工林的草本层。她确定, 例如, 甚至在属于第 I 地位級和郁閉度为 0.6 的 65—70 岁龄的榆林中, 在草本层中也沒有典型森林种。在这里占优势的是一年生杂草兔耳大麦(*Hordeum leporinum*); 在林隙地上, 六月禾(*Poa pratensis*)和匍匐冰草(*Agropyrum repens*)也很多; 而在遮阴地点, 則柔老鹳(*Geranium molle*)和猪殃殃(*Galium aparine*)很多。只有在郁閉度为 0.8 的較稠密榆林中, 才发现一个森林草种, 即森林早熟禾(*Poa nemoralis*)。而一般說来, 在楚依河谷的人工林的草本层中, 在一些情形下占优势的是半荒漠种, 在另一些情形下占优势的是杂草。在第三种情形下, 即在定期灌水的情形下, 草甸草本植物, 首先是六月禾, 开始占优势。

可是, 应当考虑到, 当树苗不是从森林中取得、而是从苗圃中取得的时候, 人工林在森林草种侵入草原或半荒漠的过程中起着多么小的作用。然而, 如果树苗是从森林中取得, 并連同根附近土块一起栽植, 那末, 树苗在森林植物侵入过程中的作用就稍微显著些。我們在埃里温(亚美尼亚共和国)近郊的蒿类半荒漠中間的某些人工松林, 看到这样的例子。上述的松林基本上是 1936—1939 年在这里营造的; 而且, 在一些地点, 松树沒有連同根附近土块一起栽植, 而在另一些地点, 則連同根附近土块一起栽植。在后一情形下, 树苗是在自然松林中挖出的, 但这个松林是明亮林, 它的草本层主要是由草甸草原种构成的, 只混有少量的森林种。虽然如此, 但 A. B. 伊凡諾娃(Иванова, 1950)于 1942—1946 年調查这些人工林时, 确定, 根附近土块仍然影响到某些森林植物和林沿植物的出现, 例如, 小丘草莓(*Fragaria collina*)、中型三叶草(*Trifolium medium*)、黃皮牛肝菌(*Boletus luteus*)。

上述的各个例子, 并沒有包括在研究人工播种和栽植的試驗中获得的一切值得注意的結果。但是, 从上述的資料就可以看出, 这类試驗工作所能解决的問題, 可能是何等多种多样和深刻的。

### 第三节 环境的人为变化

这类試驗可以沿着两个方向进行。

1. 改变群落本身内部或其周围的环境条件。这一点可以用极其多种多样的方法来达到: 施肥, 灌水, 松土, 排水, 等等。

2. 把群落的整个地段以整段生草层的形式移植到另一些环境条件下; 这种作法只能夠用于草本群落。

第一个方向的研究已經进行得很多, 因为这种研究在农学、林业、特別是草甸經營中非常普遍。施肥对草甸植被的影响的試驗, 进行得很多。我們在这里将不列举这一切工作, 而将仅仅指出: 在具有真正地植物学性质(就是說, 在自然草甸上举行并准确地考虑到植物群聚型)的一些較新的試驗中, 可以举出: 苏联科学院植物研究

所山地草甸定位研究站的研究[这些研究是在南奥谢蒂亚(南高加索)从1936年起在H. A. 和 E. A. 布施(Буш)的领导下以及从1941年起在E. A. 布施的领导下进行的];上面已經指出的雅罗斯拉夫尔州博尔卡定位研究站在A. П. 謝尼科夫(Шенников)领导下的研究;塔吉克共和国科学院帕米尔生物学研究站的研究;瑞士因脱拉根附近“施尼盖普里亚蒂”高山植物园从1928年起在留狄(Lüdi)领导下的研究;普什卡鲁(Pușcăru)领导下的研究人員集体在罗马尼亚布采治山区内进行的研究;波尔札甫斯克定位研究站(苏联外喀尔巴阡山)的研究,等等。

这些定位研究站有关自然草甸施肥的研究結果,表明,几乎在一切情形下,施肥显著地刺激一些植物种的发育,而微弱地刺激或甚抑制另一些种的发育。由于这一点,群落内部已經建立的各个种的相互关系,大大受到破坏,其中一些种开始强烈排挤另一些种。在施肥(特别是施用有机肥料)对其起抑制作用的那些植物中,可以首先举出甘松茅(*Nardus stricta*),无论南奥谢蒂亚的試驗以及瑞士和罗马尼亚的試驗都証实这一点。除了施用各种不同肥料以外,在“施尼盖普里亚蒂”高山植物园中还試驗:割草,人工践踏,完全除去生草层以后使其自然丛生,等等。在南奥谢蒂亚定位試驗站中,还試驗火烧。此外,在两个定位試驗站中,都研究停止放牧的影响。

所謂綿羊圈牧(кошарование),是在喀尔巴阡山高位山地禾草草甸放牧场上采用的特殊施肥方法。这种方法是在放牧场的每一小地段上短期地在夜間(不超过連續2—3夜晚)把綿羊飼养在輕便的窝棚中。在一个地段上把綿羊保持2—3夜晚,然后更换过夜地点;就这样遍历整个放牧场,只留下一些不大的空隙,使混有羊粪的水可以沿着坡地向下流到这里。B. A. 格拉巴里(Грабарь, 1958)报导了K. A. 马里諾夫斯基(Мариновский)在波尔札甫斯克定位試驗中的試驗;在那里,羊圈面积为100平方米,飼养100头綿羊,在每一地点設立两个夜晚;这样的圈牧导致牧草单位面积产量比对照小区增加两倍。B. A. 格拉巴里以上述試驗和其他試驗为根据,认为,每一头綿羊占地1平方米并連續过夜3个夜晚的那种羊圈,在提高牧草数量和质量方面提供最好的結果。在羊圈在一个地点停留4—5夜晚的那些情形下,結果則不能令人滿意:草群逐渐稀疏,杂草大量出现。綿羊連續圈牧7个夜晚,产生更坏的結果;这样的圈牧导致喜氮的高山酸模植丛的形成。綿羊圈牧主要在甘松茅放牧场上进行;这些放牧场在正确实行这种方法时大大改变自己的組成:甘松茅让位于宝贵的牧草——高山早熟禾、紫水晶羊茅等等。

在塔吉克共和国科学院帕米尔生物学研究站中,除了很多其他各种各样的研究以外,还进行改良自然放牧场的研究。除了組織計劃放牧以外,用沿着无数峡谷下降到河谷中的融雪水和冰川水在夏季浇灌干燥荒漠放牧场的試驗,也属于上述的研究。由于灌水的結果,荒漠群聚在經歷短期“草原阶段”后再过若干年,就已經变成以从高山帶內迁移来的高山草甸植物占优势的群聚。这样的轉变在5—6年内实现;这种放牧场的飼料生产率增加到6—10倍。这样的过程可以用加播牧草的方法来大大加速。在帕米尔的各个集体农庄中,用灌水和正确組織放牧的方法改良的放牧场,达几百公頃。此外,借助于这些措施,成百公頃的放牧场已經变成割草场;这一点使得在

帕米尔历史上第一次有可能进行割草(Заленский, 1949)。

沼泽化草甸的干燥具有很大意义；它导致草群组成的显著改良，其中包括苔草的减少和禾本科植物的增多。借助于先使沼泽化多草丘草甸干燥然后清除草丘的方法来改良沼泽化多草丘草甸，是非常普遍而有效的方法。如果草丘較松軟，可以使用清除草丘平土耙(кочкорез-воловуша)来清除草丘。如果草丘較坚硬，则可以用鏟土机(фрез-машина)加以清除；鏟土机是一个迅速旋轉的滾筒，表面有弯曲的刀。鏟土不但把草丘削碎，使草丘消失，而且改良土壤表层的通气。如果在耕作以前，草丘地分布着由禾本科植物和苔草构成并混有杂类草的草群，那末，在鏟土以后，苔草几乎完全消失，良好的丰产的混有少量杂类草的禾草草群形成。

多草丘草甸鏟土的試驗，主要根据全苏威廉斯牧草研究所的創議，而在苏联的各个不同边区和州內广泛进行。最近几年来，这种方法正在集体农庄和国营农场的生产实践中相当普遍地采用。

在鏟土以后，必須鎮压土壤；这一点不但保証地面平整，而且保証根状茎碎段和种子較整齐地再生牧草。如果在鏟土以后再加播混合草种，则效果最好。

第二个方向的試驗，就是說，把群落的整个地段以整段生草层、泥炭等等的形式移植的試驗，直到现在还进行得很少。早在 1899—1900 年冬季，Г. И. 坦菲里耶夫(Танфильев)就进行了这样的試驗；他曾經发表了这个試驗的簡訊，随后在同一年发表了論文(1900б)。在前哈尔科夫省前斯塔罗别尔斯克县的生荒草原上，在冬季把 6 塊生草块連同深約半米的土块一起挖出。各个土块的总面积大約为 4 平方米(1 平方俄丈)。把生草块运到彼得堡，放在那里的植物园的土壤上，并用一薄层的雪覆盖着。这些生草块就这样保持到 3 月 30 日(旧历)；就在那时候为它們准备永久地点。为了能排水，先在地上鋪了一层多孔的炉渣，上面再撒上一层砂和搗碎的石灰华，以便代替富有石灰的黑土母质。在这个小地段上放上各个生草块；生草块之間的空隙(縫)，下面用石灰华混合物填入，而上面再用草原黑土填入。为了固定，在小地段的周围安上木板，再把混有石灰华的果园土堆在木板外面，并堆成小土丘，土丘上栽植由种子长成的草原植物。

可惜，仅仅 1900 年的营养期有試驗結果，后来試驗就废弃了。在这个时期內，37 种草原植物开了花；由于春季特別冷，这些植物比在原产地迟 2—3 星期开始发育。很多植物还結了种子。正象坦菲里耶夫(1900б)所写的，这个地段“密密地布滿草原植物，其独特的与周围环境不同的外观非常显眼”(第 63 页)。

我曾經在亚美尼亚山区內連續 3 年进行了类似的試驗，但試驗的自然环境完全不同。

1936 年 6 月，在离基洛瓦坎市不远的潘巴克山脉的高山帶內海拔大約 2,800 米的高处；从一个不大的地段上，把一些整段的高山生草块連同厚約 10 厘米的土壤上层一起挖出。把这些生草块运到植物园的基洛瓦坎分园(海拔 1,400 米的中山森林帶)，把它們并排成一列，占地若干平方米。然后，用經過我們稍微修改的所謂新西兰測法，来进行各个种的数量測定；这种观测重现了以少花西巴德(*Sibbaldia parviflora*)

*flora*)和阴暗苔草(*Carex tristis*)稍微占优势的高山五花草甸的景象;这些种占优势,显然是在挖取生草块的那一高山带内进行的放牧的结果。

虽然进行了灌水,但从7月底起,生草块开始受到炎热的损害,并部分地枯焦。*Carex tristis* 受到最强烈的损害,它在夏末几乎全部枯焦。然而, *Sibbaldia*, 特别是 *Alchimilla*, 则起初生长得很好,甚至排挤某些其他种。粗毛洋蒲公英 (*Leontodon hispidus*) 的作用显著增加。在基洛瓦坎,春季多雨。1937年的整个4月和5月几乎都下雨,这对生草块的发育有巨大影响。生草块开始很快改变面貌;开始发育的,不是从前在生草层中占优势的那些种,而是从前在草群中勉强生长的那些种。它们主要是亚高山多年生草本植物。这些草本植物在正常发育时,与贴地生长的高山五花草甸植物比较起来,是相当高大的。这样的亚高山种,例如粗毛洋蒲公英 (*Leontodon hispidus*)、灰白三叶 (*Trifolium canescens*)、斑雀麦 (*Bromus variegatus*) 等等,不但开始抑制高山种,而且抑制从该小地段周围侵入的外来杂草。到1937年6月,植物群落整个改观,呈现在基洛瓦坎的海拔2,000—2,400米高处所特有的亚高山草甸的外貌。这一点为用点测法进行的重复观测所证实。后来,即在1938年和1939年,群落保持亚高山草甸型,仅仅观察到禾本科植物增多,双子叶植物减少。可惜,此后就没有再进行观察。

在把生草块搬运到中山带时高山五花草甸“变成”亚高山草甸的过程中,有几个原因可能起着作用:

- (1) 放牧影响的消除,因为生草块移植到不准放牧的植物园土地上;
- (2) 气候环境的变化,以及通过气候环境而引起土壤环境的变化;
- (3) 气候条件和土壤条件变化的间接影响,使在草群中的那些亚高山种占优势。

第二个原因(*Carex tristis* 的枯焦)和第三个原因的意义是毫无疑问的;至于放牧影响的消除,则这一点在这里未必起着重大作用,因为草群的改观很快(在一年内)就发生,而放牧的后果通常保持很长时期。显然,停止放牧的影响,在两种其他因素(气候条件和土壤条件的变化)的较强烈作用的背景上逐渐丧失。

德国科学家克纳普(Knapp, 1955)在连续3年内(1951—1953年)研究了某些植物群落的生草块,这些生草块从各个不同地点挖取并放在由煅烧粘土制成的试验盆中。把试验盆填塞在科隆市植物园的土壤中,并适当灌水,以避免过度干燥。在一些情形下,生草块的新的生活条件,与其最初条件较少差别;而这个生草块在3年内发生的变化也不很大。在另一些情形下,新的条件大大不同于自然条件;生草块的组成在3年内已经发生强烈变化。例如,以莫离草(*Molinia coerulea*)占优势的林隙地群落,发生了强烈变化。这种禾本科植物在试验开始时(1951年5月)的盖度是92.6%,后来减少到30.9%(1952年5月)和20.9%(1953年5月)。然而,欧洲剪股颖(*Agrostis vulgaris*)的盖度,本来在1951年7月仅仅是3.8%,而在1953年7月则增加到22.2%。在1951年本来没有的新种中,只出现一种——紫羊茅(*Festuca rubra*),而且它的盖度也不大。以须草(*Deschampsia caespitosa*)占优势的松林下层草群,也发生强烈变化。这种禾本科植物的盖度在1951年5月是85.8%,在1952年5月是

34.1%，在1953年5月是14.8%，就是說，在3年内几乎減少到1/6。然而，粗茎早熟禾(*Poa trivialis*)的蓋度則大大增加。新种完全沒有出現。

在总结克納普的上述两个試驗和其他类似試驗的結果时，首先可以作出結論：群落移植到对其不寻常的新环境条件时的变化的基本泉源，并不是該群落中本来沒有新的新种的出現，而是在举行試驗时就已經有的各个种之間的数量相互关系的变化。这个結論也为上述我的移植高山生草块的試驗所証实。因此，我們还作出这样的結論：由大量植物种构成的复杂植物群落，本身可能已經含有不少的可能性，这些可能性保証該植物群落甚至在沒有外来植物传布体的情形下也能为其他植物群落所演替。

按照克納普的意见，把生草块移植到試驗条件下并加以栽培，是研究演替的最好方法。

这就是地植物学实验領域中工作的基本方向。实验应当参加解决极其多种多样的問題，从研究种內关系和种間关系的細节开始，从研究群落的一些种的頑強性和另一些种的相对軟弱性的直接原因开始，一直到闡明两个相邻带的植被在过渡地帶內的相互关系等等的問題。地植物学中的实验，为解决农业和林业領域中的极其多种多样的問題，提供很多貢献。

#### 第四节 栽培植物群落的研究

我們所以在《地植物中的实验》一章中討論这个問題，是因为我們考慮到：在建造最丰产的栽培植物群落时，必須广泛举行在頗大程度上以混合播种和混合栽植的試驗为基础的实验。

某些科学家，例如比亚洛維奇(Бяллович, 1936)、卡梅舍夫(Камышев, 1939)，建議把栽培植物群落的研究作为一个特殊科学部门而叫作栽培植物群落学(культур-фитоценология)或农业植物群落学(агрофитоценология)。这样的科学部门的划分，首先是与承认下面一点有关的：栽培植物群聚，例如果园、谷物田地、花圃等等，具有群落所固有的特点。固然，有一些科学家不承认栽培植物群聚是群落(植物群落)。大家知道，例如，B. B. 阿略兴(Алексин)就坚持这样的观点。在《植物群落学中的基本概念和基本单位》这一論文中，他写道(1935)：“植物群落是有规律的植物組合，它决定于：(1)历史发育，(2)生态条件，(3)各个种的相互作用；并具有：(甲)一定的結構，(乙)复原的能力，(丙)对环境产生一定影响的能力”(第23页)。阿略兴指出，象长期的历史发育和复原的能力那样的特征，是栽培植物群聚所沒有有的，因此，栽培植物群聚只可以叫作群聚，而不能叫作植物群落。后来，A. Я. 瓦加(Вага)也反对把栽培植物群聚列为植物群落，他在《論栽培植物群落》(1951)这一論文中写道：“……花坛是花匠干的事，花匠經常关心的事并不是植物群落学研究的对象。如果这是对的，那末，把这样的人工群聚与真正自然植物群落合为一类，有什么意义呢？……同样，艺术家用彩色宝石制作的鑲嵌艺术品，也不能与自然的砾岩和角砾岩归为一类”(第29—30页)。同时，該作者指出，与鑲嵌艺术品不同，花坛要求每天管理，否則經過几星期后，花坛可能变成与花匠所希望的完全不同的东西。固然，除了花坛一类的人工

群聚以外,还有另外两类的栽培植物群聚,即播种植被和人工林。但是,瓦加也不認為它們属于植物群落,他的理由是說它們首先是农学家和林学家的研究对象,而不是植物群落学家的研究对象。

与阿略兴、瓦加和某些其他科学家的意见相反, B. H. 苏卡乔夫、I. P. 比亚洛維奇(Бяллович)、E. M. 闊佐-波良斯基(Козо-Полянский)和很多其他科学家,认为必须把一切栽培植物群聚列为植物群落,但列为特殊一类的植物群落,叫作栽培植物群落(比亚洛維奇)或农业植物群落(闊佐-波良斯基)。在这一方面,苏卡乔夫(1950a)的出发点如下:“植物之間以及植物和环境之間的一定相互关系的存在”,是“任何植物群落的唯一和充分的特征”(第 456 页)。

我把苏卡乔夫的定义加以发展,使它更加明确,把植物群落理解为一些植物构成的总体,这些植物占据着一定的地段,它們同环境发生相互作用,并通过环境而彼此发生作用。此外,我还补充一点,群落本身創造特殊的环境,而这个特殊环境就成为群落的不可分割的组成部分。植物群落的这些基本特点,是一切毫无例外的栽培植物群聚所有的。栽培植物群聚当然也有一定的过去历史;阿略兴否定栽培植物群聚的长期历史发育,这是不正确的。固然,栽培植物群聚的历史发育,比自然植物群聚的发育,在更大程度上服从人类社会历史发展的规律。但是,自然植物群聚也在某种程度上具有人类影响的特点,因而也在一定程度上服从人类社会历史发展的规律。

栽培植物群落的研究,基本上是一个实践的部门。应当认为它的主要任务是在混交組合(由一些植物种构成的群聚)中获得最高效果。建造这种混交組合的必要性,是常常发生的。大多数的栽培群落属于混交群落,例如,有草本层或与中耕作物結合的果园,花圃,公园,人工混交林,护田林带,等等。可以举出很多例子,說明經濟效果肯定由于一些栽培植物与另一些栽培植物一起生存而增加。例如,在果园下层中种植豆科作物作为綠肥作物(使土壤增加含氮量的作物),就属于这一类。在某些亚热带地区內,普遍实行在茶树种植场内种植伞状金合欢,造成中度遮阴以提高茶叶单位面积产量。在林业中,有时采用某些乔木树种作为“輔助木”(侧面遮阴),以增加其他乔木树种的高生长。在草甸經營和大田作物栽培中,也利用牧草混播,例如,表现得很好的巢菜和燕麦以及三叶草和梯牧草等等的混合播种。米丘林果树栽培科学研究所工作人員 C. Л. 苏痕科(Сухенко, 1939),报导了关于草莓和茶藨子一起栽培以防止冻害的值得注意的材料。在苏联欧洲部分的中部大陆性地带內,几乎每年都观察到草莓冻死,这一点严重威胁了这种作物的分布。可是,米丘林州的某些集体农庄和国营农场中进行的少量試驗,表明,如果把草莓种植在果园中,则草莓不会冻死。但是,果树遮阴了草莓,所以这种方法也有不利的方面。沃罗涅日州某些集体农庄不是把草莓与果树一起种植,而是把它种植在黑果茶藨子的行間;在两行茶藨子的中間栽培 1 或 2 行草莓,与茶藨子相距 75 厘米;这些集体农庄的經驗最为良好。在采用这种方法时,草莓既不冻死,也不受到遮阴的損害。但草莓和茶藨子的行間的空地,要认真清除杂草。

在中国,很久以来就实行大豆和玉米以及冬小麦和一年生苜蓿等等的混合播种。

在印度,按照 C. И. 切尔諾布里文科(Чернобривенко, 1956)的报导,鹰嘴豆(*Cicer*)常常与小麦及大麦一起播种。这位作者还引述了 И. И. 尼基申(Никшин)的报导,說在墨西哥,玉米与菜豆一起混播比玉米單純播种更为普遍。

C. И. 切尔諾布里文科还举出了乌曼农学院的試驗結果,这些試驗表明菜豆(“白弹”株状品种)在与马鈴薯(“早玫瑰”品种)一起播种时对马鈴薯的有利影响。菜豆比豌豆对马鈴薯的影响較好,虽然豌豆根上的根瘤通常比菜豆根上的根瘤多得多。因此,可以认为菜豆的根分泌物和其他分泌物对马鈴薯起着有利的影响。切尔諾布里文科举出了在生产条件下,即在德聂伯罗彼得罗夫斯克州索洛尼昂斯克区彼得罗夫集体农庄中,菜豆对马鈴薯产量的有利影响的資料。1950年,这个集体农庄在混合播种中获得5.5公担/公頃菜豆和75公担/公頃马鈴薯,而在分开播种中获得4公担/公頃菜豆和70公担/公頃马鈴薯。由此可见,在这里,不但菜豆对马鈴薯发生有利影响,而且马鈴薯也对菜豆发生有利影响。

一种植物对另一种植物在一起栽培时的不利影响的例子,也非常多。C. И. 切尔諾布里文科的試驗表明,如果說,菜豆对马鈴薯的影响是有利的,那末,另一种豆科作物,例如鹰嘴豆,則抑制马鈴薯。鹰嘴豆也抑制其他茄科植物:番茄和茄。马鈴薯在与羽扇豆一起栽培时也受到强烈抑制;切尔諾布里文科举出 Г. В. 耶尔米洛夫(Ермилов) (新西伯利亚农学院)的試驗証明这一点。马鈴薯在与羽扇豆混合栽培时的产量,就“艾比庫尔”品种來說比單純播种减少到46%,而就“洛爾赫”晚熟品种來說則减少到80%。切尔諾布里文科还举出1947年 II. A. 薩留科夫(Салюков) 在乌克兰谷类栽培研究所中按照切尔諾布里文科建議的方案举行的值得注意的試驗的結果。在一些各为300平方米的小区上(有三个重复)4月27日播种了苜蓿,有的沒有覆盖作物,有的在豌豆、小扁豆和大麦的覆盖下。在这四种处理中,苜蓿幼苗都在5月15日出现。可是,在單純播种中以及在豌豆和小扁豆覆盖下的播种中,苜蓿正常开花和結实,但在大麦覆盖下,苜蓿在营养結束时甚至还没有开始孕蕾。大麦不但抑制苜蓿的发育,而且抑制苜蓿的生长。在8月底,苜蓿的高度:在單純播种中是35厘米,在豌豆覆盖下是30厘米,在小扁豆覆盖下是25厘米,而在大麦覆盖下只有12厘米。苜蓿植株密度在大麦覆盖下也較小。苜蓿每一平方米在單純播种下是229株,在豌豆覆盖下是212株,在小扁豆覆盖下是204株,在大麦覆盖下是192株。C. И. 切尔諾布里文科在評价試驗結果的时候指出:这些資料証明豌豆、小扁豆和大麦对苜蓿的极其不同影响,但仍然不能直接答复这种差异的原因的問題。虽然大麦高度比豌豆高度較低些,虽然豌豆强烈遮阴了苜蓿,但苜蓿在豌豆覆盖下仍然比在大麦覆盖下生长得較好。該作者认为这里也是化学因素在起着作用;我們附带提一下,化学因素可能直接发生影响,也可能通过土壤微生物发生影响。

某些植物一起栽培的不利影响,有时恰恰通过水分缺乏、光綫缺乏等等而表现出来;这样的情形也是大家普遍熟悉的。很多草本植物不能忍受强烈遮阴。乔木树种的很多組合是不适当的,因为构成这些組合的各个植物种具有不同的生长速度。例如,非常迅速生长的树种(某些槭树和杨树)与生长稍微緩慢的喜光树种(松树)的混

合栽植,是不适当的。乔木树种的某些不恰当組合,完全不能保証建造真正的森林。

M. A. 阿尔比茨卡亚和 A. Л. 贝里加尔德(Альбизкая и Бельгард, 1950)发表了在德聂伯罗彼得罗夫区(在杂类草針茅草原亚带内)皮亚蒂哈特基施业区的人工林的調查結果。他們划分出下列几类林分:

- (1) 阴暗林,形成充分郁閉的林冠,有下木或无下木(櫟林);
- (2) 半阴暗林,由稠密树冠和半透光树冠的各种乔木构成的,有下木(混有桦、洋槐等等的櫟林);
- (3) 半明亮林,透光树种和半透光树种占优势,稠密树冠的树种占次优势。无下木(主要是櫟桦林);
- (4) 明亮林,由透光树种和半透光树种构成,无下木(洋槐、桦和皂莢构成的森林)。

只有阴暗林,才是有森林草种的完全合乎要求的森林。在半阴暗林中,桦和洋槐削弱了櫟树,这样就导致了林冠更加透光,促使杂草(首先是根状茎禾本科植物)在下木稀疏的地点侵入草本层中。半明亮林和明亮林更加容易遭受杂草的侵害。这些作者作出結論:今后在这些条件下必须建造阴暗結構的森林,并把明亮林和半明亮林改造成半阴暗林(借助于建造下木)。在草原复原过程进行得过于强烈的那些正在死亡的森林,应当用新的阴暗結構的森林来代替。还指出,必须在人工林边沿建造由胡蘿子、錦鸡儿和其他灌木构成的植物栅栏,以便作为防止杂草侵入的屏障。

在建造混合的草本和木本的栽培植物群聚时,必须考慮到下列的任务:

- (1) 适当选择栽培植物种以进行混合播种和混合栽植;
- (2) 合理配置这些种的个体在空間上的分布;
- (3) 合理配置这些种在時間上的分布(借助于安排不同的播种期和栽植期的方法,使得彼此伴生的作物能更好地存活)。

在解决这一切問題时,地植物学能够提供不少帮助,因为这些問題的解决必须求助于自然界,并在一定程度上模仿自然群落。

在某些情形下。人工林最好不是混交的,而是單純的。例如,根据 B. Г. 涅斯捷罗夫(Нестров)的資料,單純的人工松林产生最好的效果。在这些条件下,混合栽植只产生少量的健壮乔木。固然,这个数目比在稀疏的單純松树栽植中多些,但比在稠密松树栽培中少些。至于乔木的平均大小,则按照涅斯捷罗夫的意见,在某种最适的中等栽植密度下,松树最大。

至于科学家不可避免地面临的栽培植物群落理論的問題,则在这一方面还作得很少。在 И. П. 比亚洛维奇(Бялович)和 Н. С. 卡梅舍夫(Камышев)的上述論文中,提出了有关这个問題的某些见解。

栽培群落及其高級单位“栽培群系綱”或“栽培植被型”由于人类社会各个不同发展阶段的发展和順序更替而引起的历史更替的論述,是理論栽培植物群落学的一个极其值得注意的部门。这个部门的基本任务,在于創造新的更完善的栽培植物群型,以及組織这些群落型在空間上和時間上的最有效的分布。

## 第十四章 最主要的地植物学研究方法

在以前几章中，討論了植物群落的各种最重要的特点。植物群落研究方法的詳細拟定，也是地植物学的一个极重要的部门。

现有一切方法的詳細叙述，要求巨大的篇幅，因此，这里主要将仅仅討論人們最普遍采用的那些方法。此外，还将注意一些新方法。

每一項科学的研究，如果希望尽量完善，就要求善于把观察到的各种事实的分析和綜合结合起来。这条規則对于地植物学研究也完全适用。地植物学研究在开始时是分析一个复杂的整体，在这种情形下是指植被，并在植被的五光十色的組織中划分出一些研究单位——群落；但是，地植物学研究从其工作的几乎最初步驟起，就已經含有綜合的因素：把观察到的各个群落合并成某些类型，合并成群丛或者較大的分类单位(群系、群系組等等)或带有地域性的单位(各个不同等級的复合体)。具体說來，植被的分析表现在个别地段的描述，而綜合則表现在这些資料的概括，以便接近于一定的群落型和由它們显示的在空間上和時間上的規律性的概念。我們將从分析开始；而且，我們基本上是提到群丛地段的描述；当这些描述具有自己的特点，而不同于群丛地段描述的时候，我們將提到小群聚地段或大群聚地段的描述。

### 第一节 样地和記名点数样方的建立

为了描述个别群落，必須划出样地。这些样地应当能提供关于該群落的充分完整的概念，因此，样地的面积不应当太小。对于草本群落來說，要划出 1—100 平方米的样地，这一点决定于个别群落的自然地段的大小；对于森林來說，則划出 100—1,000—5,000 平方米的样地。在平原上，可以建立較大的样地，而在山区內則常常需要較小的样地，因为这里的生态条件复杂性造成植物群落在空間上的迅速更替。

在森林中建立非常大的样地(0.25 公頃以上)的情形下，可以在整个样地上描述乔木植被和灌木植被，而对于草本植被來說，則在該样地的范围内再划出几个較小的小样地，而仅仅描述这些小样地。

样地的面积和輪廓可以是严格一定的，也可以是不定的。在第一种情形下，样地是普通的正方形或长方形，它的边界，例如在四角，用木釘或其他記号加以标志。在第二种情形下，如果所描述的群落不大(在山区內常常如此)，可以用該群落的自然边界来限制样地，但不要接触到与其他群落相过渡的地带。但如果群落(群丛地段)的自然面积較大，那末，可以在該群落的范围内划出一个較小的样地。

在样地上，按照下面列举的項目进行植被的一般描述。在研究森林群落时，样地也利用來計算乔木，然后把乔木数折算成每公頃乔木数。在这些情形下，样地应当面

积准确,固定于某些地物(例如固定于林班伐开线),并繪在平面图上。

样地应当在充分典型的地点上建立;在样地不多的情形下,上述一点特別重要。建議在每一群丛中至少建立三个样地。

在某些特殊的群落型中,样地的建立以及植被的整个描述,都具有显著的特点。热带雨林就是这样。在这里,必須建立非常大的样地,因为,例如根据现有的資料,印度热带雨林中的树群,是由 450 个属的 3,000 个种的乔木构成的,而在面积为  $400 \times 400$  呢 ( $122 \times 122$  米) 的样地上,平均仅仅遇到 50—100 个种的乔木。然而,研究家們在那里通常建立面积大約为 15,000 平方米 (1.5 公頃) 的样地,因为更大的样地很难描述。一般說来,热带雨林的地植物学研究是会碰到很大困难的。李查斯(Richards, 1945)认为,热带雨林不可能在几个星期或几个月內好好研究,为了熟悉热带雨林的全部种类丰富性和种类配合的多样性,必須在这样的森林中度过一辈子,或者必須借重对乔木树种內行的当地老乡。很多乔木树种在热带雨林中生长得非常高大(高度达 60 米以上),而且生长得非常稠密,以致要对那些覆盖在乔木树干上的附生植物进行稍微詳細的研究,就必须把乔木砍倒,或者在某些情形下使用望远鏡;这些森林中极多的藤本植物,也是同样难于研究的。

如果必須准确計算較小的对象,例如乔木幼苗、枝或草丛,测定草本层、苔蘚层或地衣层的个别种的盖度,进行小群聚边界的投影測繪等等,那末,还必須在一个样地的范围内建立一些記名点数样方。这些样方比样地小得多,就是說,常常是 1—4 平方米。为了进行草群的重量分析,常常利用面积为 0.25 平方米(每边长 50 厘米)的样方;而为了用瑙基耶尔方法测定頻度,則通常利用面积为 0.1 平方米的圓形小样方。在某些特殊的情形下,例如在計算一年生草本植物的幼苗时,必須利用每边长 0.1 米(10 厘米)的小样方。

在每一个样地的范围内,記名点数样方的数目可能是不同的,这一点决定于研究目的和样方面积。在进行草甸群落和草原群落的鑲嵌性的投影測繪时,可以在选点路線調查时限于利用两个以平方米計算的样方,而在較詳細調查时利用五个以平方米計算的样方。在計算乔木幼苗时,建議在每一个样地上至少建立 10 个以平方米計算的样方。可是,記名点数样方的数目决定于它們在样地上分布的均匀程度。分布得越不均匀,就应当建立越多的样方 (Сукачев, 1957 6, 第 46 页)。可以就这一点补充說一句,鑲嵌性表现得越不显著,样方的均匀分布就越容易。在有明显的小群聚的情形下,为了計算每一小群丛中的乔木幼苗,可以建立 5 个以上的記名点数样方,这些样方在森林群落中可以是以平方米計算的。

在用瑙基耶尔方法测定种的頻度时,通常在每一个样地上建立 25 个以平方分米計算(各为 1,000 平方厘米)的圓形样方。这样的样方要尽可能均匀些,彼此距离相等,而不必考慮到該样地內部的某一地点的鑲嵌性和典型性。

如果各个植物群落形成鑲嵌性复合体,其中各个不同群丛的一些較小地段彼此間隔着,那末,可以不单独划出样地和記名点数样方,而直接在各个群丛地段的范围或自然边界內进行描述,或者直接建立記名点数样方而不建立样地。

## 第二节 样地和記名点数样方的描述

样地描述的詳細程度可以是不同的。可是，通常要考慮到群落的上述各种最重要特征，此外，还要描述生境，就是說，描述地形、土壤等等。我們將轉而討論观测这一切特征的方法。

### 一、植物群落种类組成的观测

个体的計算是无需解释的。仅仅必須記住非常仔細編制植物名录，在名录中列入既处于成熟状态、又处于幼株状态和甚至幼苗状态的一切种。名录中的植物建議按照生活型排列：先列出乔木，然后列出灌木、小灌木、小半灌木、草本植物、苔蘚、地衣、真菌、藻类。在每一类生活型的范围内，各个植物种可以按照分类系統排列，或者按照字母順序排列。

### 二、多 度

任何一个种在样方范围内的个体数目，叫做多度。在計算多度时，常常很难把一些个别个体分开。在这样的情形下，可以計算茎数来代替計算个体数目。这两种計算都是多度的客观評定。这样的評定常常非常繁重，而且要有耐心，因此，特別是对于草本群落來說，常常运用借助于某一种等級制的主观評定。人們已經建議了各种不同的多度等級制：其中一些等級制是数字的，通常是五級或十級的，另一些等級制則不是使用数字，而是使用文字符号。

在各种数字等級制中，最简单的是胡爾特五級制，这个等級制的各个数字級应当这样来理解：5=很多，4=多，3=不多，2=少，1=很少。

在德魯捷六級制中，使用的不是数字，而是下列的文字符号。

Soc. (sociales)——植株地上部分密閉，形成背景。

Cop.<sub>3</sub> (copiosae<sub>3</sub>)——植株很多。

Cop.<sub>2</sub> (copiosae<sub>2</sub>)——个体多。

Cop.<sub>1</sub> (copiosae<sub>1</sub>)——个体頗多。

Sp. (sparsae)——植株不多，星散分布。

Sol. (solitarae)——植株很少，偶见一些个体。

还常常使用 un. (unicum)，来表示該种在样方上仅出现一个个体。

在使用德魯捷等級制时，也可以不用他所规定的符号，而用这些符号的譯意。这时，可以用“背景”代替 soc.，“很多”代替 cop.<sub>3</sub>，“多”代替 cop.<sub>2</sub>，“頗多”代替 cop.<sub>1</sub>，“星散”代替 sp.，“少”代替 sol.，“极少”代替 un.。最后这个符号在这种情形下与德魯捷稍微不同，因为在德魯捷等級制中，un. 这一符号仅仅是指植物出现一个个体的情形。

在使用德魯捷等級制时，必然不可避免地把每一个种的个体数目的概念和蓋度（該种所占的面积）的概念結合起来。可以大致认为：在很多情形下，soc. 这一符号

相当于該种各个体覆盖了地段面积的 90% 以上, *cop.<sub>3</sub>* 覆盖 90—70%, *cop.<sub>2</sub>* 覆盖 70—50%, *cop.<sub>1</sub>* 覆盖 50—30%, *sp.* 覆盖 30—10%, *sol.* 和 *un.* 覆盖 10% 以下。在某一个种的个体很多但很小的情形下(例如某些春季短生植物——草薺等等), 多度和盖度之間出現很大的分歧。在这些情形下, 使用德魯捷等級制时, 基本上只注意个体数目, 而不注意盖度。还可能有各种不同的过渡情形。

在西欧的各个地植物学学派中, 现在最普遍采用的等級制, 也把多度和优势度結合起来, 包括下列七級:

- r——极星散, 盖度很小(1—5 个体)。
- +——星散, 盖度很小。
- 1——多, 但盖度小; 小于样地面积的 1/20。
- 2——很多, 盖度大于样地面积的 1/20。
- 3——盖度为样地面积的 1/4 到 1/2; 个体数目不管。
- 4——盖度为样地面积的 1/2 到 3/4; 个体数目不管。
- 5——盖度为样地面积的 3/4 以上; 个体数目不管。

这个等級制的較低各級較为符合于多度, 而較高各級符合于优势度。因此, 人們把它叫做“多度-优势度”等級制(*L'abondance-dominance*)。

### 三、优 势 度

这个特征表示群落中某一个种的下列数值: 第一, 地上部分所覆盖的面积, 第二, 地上部分所占的体积, 第三, 地上部分的重量。

投影法。测定盖度的投影法是 Л. Г. 拉孟斯基拟定的, 他从 1912 年起就使用这个方法。建立一个 4 平方米 ( $2 \times 2$  米) 的样方, 并借助于两个手提比例器 (ручный масштаб) 来测定各个种在該样方中的盖度, 这两个比例器是格成方格网状的鐵絲方框。其中一个比例器的面积是 4 平方米的 10%, 另一个比例器是 1%。第二个比例器的每一方格的面积是 4 平方厘米 ( $2 \times 2$  厘米)。可见, 可以这么准确地测定盖度。每一个种的盖度用占样方总面积的百分率来表示。有經驗的研究家能够直接用肉眼充分准确地测定盖度, 而且也用占整个被描述的样方的百分率来表示盖度; 在用肉眼测定盖度时, 样方不必具有一定的面积。常常用等級代替百分率, 每一級相当于一定的百分率, 例如, 1 級小于 10%, 2 級是 10—20%, 等等。某些研究家宁愿使用这种方法, 而不使用德魯捷等級制的多度符号, 因为这种方法使人們能够較客观地测定种(或某一类的种)在群落中的数量地位。

吉尔吉斯共和国科学院植物研究所的研究員 И. Г. 柯尔涅娃(Корнева, 1958)不久以前建議的盖度测定方法, 是值得注意的。这种方法的內容如下: 在一块安装在木框內或金属框內的玻璃上, 描繪投影輪廓, 这块玻璃每边长 50 厘米, 或者一边长 25 厘米, 另一边长 100 厘米。把玻璃框安放在被研究的草群上的四个木釘上, 在玻璃上描繪輪廓时, 視線必須尽可能垂直于被描繪的植物, 以免盖度面积失真。可以用自来水笔在玻璃上书写, 但所用的墨水要先用尽可能多的糖加以稀释。后来, 把輪廓重

描在紙上，剪开，并加以秤重。根据輪廓的重量，計算每一个种的盖度百分率。可是，测定盖度的这种重量法，不能完全代替 Л. Г. 拉孟斯基的投影法。問題在于拉孟斯基建議在测定投影盖度时，要测定植物地上部分的所謂純投影 (чистая проекция)，“把叶之間和茎之間的一切透光的、那怕是很小的間隙都加以扣除”。在使用 И. Г. 柯尔涅娃的方法时，也不可能考虑到一些植物种的叶(有时还有茎)压在其他植物种的叶和茎上的情形。可是，为了經濟的目的，例如在描述割草场和放牧场的时候，柯尔涅娃方法在大多数情形下是足够的。

И. Г. 柯尔涅娃是在进行放牧场植被的定位研究时建議这种方法的。这种方法既适于测定投影盖度 (проективное покрытие)，也适于测定真正盖度。在后一种情形下，在剪去草群之后，把玻璃框直接放在地上。

直線法。A. A. 格罗斯盖姆在 1929 年建議的方法，用于計算草丛基部的盖度。与植冠形成的投影盖度不同，这样的盖度按照 B. B. 列越达托 (Ревердатто, 1927) 的建議，叫做真正盖度 (истинное покрытие)。格罗斯盖姆使用一枝有厘米刻度的米尺，把它放在地上，并按照米尺的长度测定草丛所覆盖的空間。获得的直線盖度 (линейное покрытие) 后来可以用百分率来表示。为了获得較准确的資料，要在样地的至少 10 个地点上进行这样的测定，而且为了使直線盖度尽可能反映平面盖度 (плоскостное покрытие)，最好在每一地点上沿着相互垂直的方向把米尺安放两次以上。然后計算盖度平均百分率。这种方法特別适用于草丛不郁閉的群落。A. A. 格罗斯盖姆 (Гросгейм, 1929) 在东南高加索的須芒草“半草原”上使用这种方法，在那里，用这种方法测定的草丛盖度平均接近 50%。格罗斯盖姆方法在本质上是所謂样綫法 (линейная трансекта) 的一个变种；无论在苏联 (Л. Г. 拉孟斯基、B. B. 阿略兴、A. A. 乌兰諾夫、E. M. 拉甫連科等人) 和在外国 (Clements, Du-Rietz, Tansley 和 Chipp, Anderson 等人) 的很多研究家，都广泛利用过样綫法。格罗斯盖姆的每一样綫的长度是 1 米，但在每一样地范围内建立相当多的样綫；其他研究家则在一块样地上仅仅建立两条样綫，但每一条样綫都很长。例如，布瑙 (Brown, 1954；俄譯本，1957) 报导了美国西南部放牧场植被的研究；在那里，使用的样綫长达 15—30 米，而且在很多情形下，在一块 200 公頃以上的样地上只建立两条样綫。有时，也沒有划出样地就建立长的样綫。

样綫法，即人們的所謂“直綫橫断法” (метод линейного пересечения)，不但用来测定真正盖度，而且用来测定投影盖度以及一些其他特征，例如个别种的个体高度、頻度等等。样綫也常常用稍微宽的带来代替，这样的样条叫做样带 (ленточная трансекта)。

研究树群时的盖度测定。在林业中，林冠的盖度用两种数值来表示：树干盖度和树冠盖度。这两种盖度分別用分数和小数来表示；树干盖度通常用普通分数来表示，而树冠盖度则用十进小数来表示。

树干盖度常常叫作树种立木度 (полнота древостоя)。这是某一乔木种的一切树干在人体胸高处 (平均为离地面 1.3 米高处) 的横切面的总和。立木度或者是用肉眼

测定的,或者是在計算树干数目和用輪尺量度树干直径之后折算出来的。立木度用占整个树群树干总盖度的十分之几来表示。例如,“山毛櫟 5/10,鵝耳櫟 4/10,椴 1/10”(或 5Б, 4Г, 1Л)这一式,是以山毛櫟占优势的混交林中的这种观测的例子。各个分數的和应当永远等于 1, 而不管整个树群是疏是密。可是,更常把这一式加以簡写,只写出各个分數的分子,例如“5Б, 4Г, 1Л”。有时,这样的符号,不是用来表示每一乔木树种的相对盖度,而是直接用来表示該乔木树种树干的相对数目。在两种情形下,如果分數的和应当等于 1, 那末,分子的和将等于 10。

树冠盖度,即人們的所謂林分“遮阴度”(световая плотность),是指为树冠(林冠一切种的全部树冠)有遮阴的土壤表面与样地土壤总表面的比例,用十进小数来表示,例如,遮阴度 0.9 是指土壤表面的 9/10 为树冠所遮阴,而 1/10 没有受到遮阴。遮阴度必須尽可能在中午测定,因为它的值决定于太阳光綫的入射角,因而在不同的时刻是不同的。此外,在落叶林中进行工作时,在我們所处的緯度帶內,遮阴度必須在夏季测定,就是說,必須在乔木上的叶已經完全发育的时候测定。然而,在进行定位研究时,遮阴度最好在整个营养期内测定,但每次测定要在同一的时刻,以便获得可以比較的資料。

测定优势度的体积法(材积法)(объемный метод),主要是在森林調查中运用的。为了测定树木的材积,即森林学中的所謂树木蓄积量,必須知道树干胸高横切面积和树高。在测定蓄积量时,横切面积通常不是用肉眼来量度,而是用輪尺来量度。树高或者用测高器来量度,或者借助于同一輪尺来量度。在后一种情形下,要在輪尺的不动脚上正对着可动脚的零刻度处,拴上一条細绳,細绳带有重物,作为測锤。然后离开該树,走到大約等于树高的距离,这个距离要用卷尺准确量度。此后,分开輪尺的两脚,使两脚距离的厘米数等于从观察者到該树的距离的米数,并沿着不动脚的下緣照准树頂。可动脚截至它与測锤綫的交点处的长度的厘米数,就等于树高的米数。在粗放調查时,有經驗的观察者能够用肉眼测定树高和树干横切面积。知道了横切面积和树高,就或者参照专门的图表来确定蓄积量,或者直接計算材积,这一值等于横切面积乘上树高所得的乘积的 1/2。实践表明,最后这种方法提供令人滿意的結果。知道了某一树种的每一树木或平均树木的蓄积量,就不难計算样地全部树群的蓄积量。

测定优势度的体积法很少应用于草本群落。这种方法是把植物放在盛水的量筒中,然后根据排出的水的体积来进行計算。

测定优势度的重量法(весовой метод),則仅仅应用于草本群落。为了进行测定,从一个 1 平方米的样方上,剪下全部草群直到土壤表面或割草高度,按不同植物种加以分开,每一植物种以新鮮状态或风干状态(根据任务而定)单独秤重。然后用百分率来表示每一种的地上部分重量。测定的重量百分率必然包括了所謂草屑,就是說,包括了不应测定的小碎片以及在地面上干枯、变褐的碎块等等。这样的分析叫做草群的植物学分析。而在农学分析时,不是按不同种加以分开,而是按不同經濟类别加以分开。对于草甸植被來說,通常分为六类:(1)禾本科植物,(2)豆科植物,(3)杂类草,

(4)酸性的草本植物(莎草科、灯心草科、木贼类和酸性土其他指示植物),(5)有害草本植物(多刺的、有毒的、太硬的),(6)草屑(不应测定的小碎片)。对于草原和半荒漠植被来说,分为下列几个经济类别:(1)禾本科植物和莎草科植物,(2)豆科植物,(3)蒿类,(4)藜科植物,(5)有毒植物和多刺植物,(6)其他植物,(7)草屑。此外,在禾本科植物和莎草科植物一类中以及在豆科植物一类中,再分为两个亚类:(甲)很适口到特别适口的,(乙)中度适口(较少不很适口的)。在其余各个类别中(除了有毒植物和多刺植物以外),也再分为亚类:(甲)很适口到特别适口的,(乙)不很适口的。最好把全部收割物以新鲜状态在当天称重,然后按不同植物种或不同经济类别加以分开,使它干燥。再在干燥状态下单独称重每一部分。剪切草群时,可以使用锐利的切菜刀,或羊毛剪子,或普通剪子,或镰刀。应当一束一束地剪切,并把它们叠成一大束,在该大束中,枝的一切顶端都朝着同一方向,以便后来容易分类。在草原和荒漠群落中,可以一开始就按不同植物种进行剪切。剪切工作必须在该地区大量割草的时期内进行。

在每一样地上,建议至少取4个以平方米计算的样方或至少取5—6个面积为1/4平方米的样方,并在其上收割。在样地数目很多而草群充分均匀的情形下,每一样地上可以只进行2—3次收割。

也常常利用比1/4平方米更小的样方,但这样的样方的数目要很多。用来收割的样方,应建立在典型的地点上。

根据布瑞(D. Brown, 1954)的报导,在阿贝里斯特韦斯(英国)的威尔士育种站中,在一个0.2公顷或更大的样地上,从各个不同的、在样地上均匀分布的地点,剪切20—30束(把)草本植物。通常是在剪切人员鞋尖前每隔4—6步剪切一束。一切的束都一起放在篮中,顶部朝一个方向,基部朝另一个方向。然后在实验室里,把全部剪切物按不同植物种加以分开,并单独称重每一植物种。因为每一束并不是从面积一定的小样方上剪切的,所以获得的数字只能提供某一植物种在草群中的相对重量参加度的观念,而不能提供草甸一般单位面积产量的观念。因此,获得的资料最好再用一般单位面积产量的数字来加以补充。为了测定一般单位面积产量,可以在一块样地上(如果样地面积为0.5公顷的话),至少建立两个样方,每个样方的面积为25(5×5)平方米,或甚至100(10×10)平方米。

重量分析所提供的数字,通常比经济单位面积产量稍微夸大。这一点首先可以这样来解释:在平常割草时,特别是在机械化割草时,割草高度是在离地面稍高处;其次,也部分地可以这样来解释:在平常割草时,晾干、堆垛、运输和饲喂都不可避免地造成某些损失。根据U. B. 拉林的资料,在剪切以进行重量分析时,单位面积产量比经济单位面积产量平均高10—30%(这个数字决定于植被的特征):

根状茎植物和疏丛植物占优势的草甸,高10—15%;

禾草杂类草草甸,高15—20%;

杂类草大型苔草草甸,高20—25%;

大型杂类草草甸,高25—30%。

因此,用重量分析法获得了“生物学产量”之后,必须把它折算成“经济产量”,按照不同草群特征减去相应的数值。

至于种在草本群落中的优势度的主观测定,则某一个种(或某一类的种)的盖度有时用十分之几来表示,正象人们表示林冠的树冠郁闭度那样。未为草本植物所遮阴的土壤也单独用十分之几来标明。例如,5/10 (*Dryopteris filix mas*), 3/10 (*Asperula odorata*, *Chaerophyllum aureum*, *Cicerbita deltoidea*)表示:在草本植被中,鳞毛蕨占优势,其余的种总共只覆盖着3/10的面积,而其余的2/10完全未为草本植物所覆盖。Г. Д. 雅罗森科曾经在基洛瓦坎森林试验站中(亚美尼亚共和国)运用过这种方法,并把它叫做草本种“相对优势度”(относительное господство)的测定。

#### 四、频 度

这个概念是指某一个种的各个体在样地上的分布特征。频度在某种程度上决定于多度,但不一定永远如此。

例如,如果说,在多度较大时,频度也必然较大,那末,在多度中等时,频度可能在一些情形下较大,而在另一些情形下较小,这一点决定于该种的各个体在样地上分布的均匀性。在多度很小时,频度也很小。以上所说的可以用图41来说明。

这样看来,频度表示一个种的各个个体在一个地段上出现的均匀度,它不一定相当于大的多度。

瑞基耶尔方法是测定频度的公认的方法。在一个样地的范围内,建立一些较小的样方,这些样方要尽可能均匀地分布在整个地段上。小样方的面积越小,样方数目就应当越多。瑞基耶尔提出了小样方面积和数目之间的相互关系(见表13)。

最常使用50个样圆(圆形样方),每个的面积为1/10平方米(1,000平方厘米)。

最好准备一个直径为35.6厘米的铁丝圈,它将在地面上圈定一块1/10平方米的圆形面积。走遍该地段,沿着经过的路线把铁丝圈抛出50次,并编制在圈内生根的植物种的完整名录。这时候,要避免选择地点投掷铁丝圈的主观性:最好是机械地离开前一地点的一定距离处就掷圈一次。在编制全部的50个名录之后,计算每一个种在该群落中的频度

表 13 小样方的面积和数目的相互关系

样 方 面 积 (平方米)	一个样地范围内 的样方数目
10	10
1	20
1/10	50
1/100	200

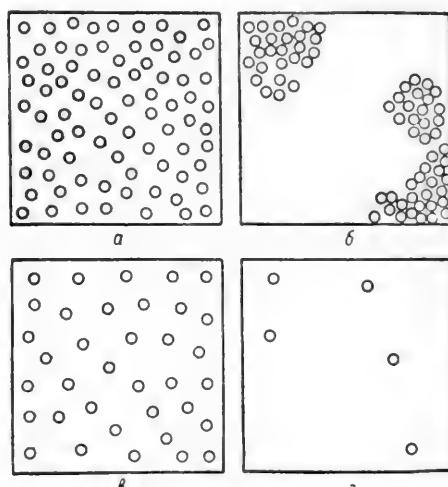


图 41 多度和频度之间的相互关系

a. 多度大而频度也大; b. 多度大而频度小;

c. 多度中等而频度颇大; d. 多度小而频度也小。

百分率。这个数字叫做頻度系数,有时用字母 R(瑙基耶尔名字的第一字母)来代表,它表示有該种出现的样方数目与样方总数(在这种情形下是 50)的比例的百分率。

任何一个群落的一切种的頻度,也可以用图解法以頻度曲綫的形式来表示,并规定 10 个頻度級:

I 級——頻度系数为 10% 以下(包括 10%) 的种。II 級——11—20%, III 級 21—30%, 依次类推,总共 10 級。

此后,在橫坐标軸上标出各个頻度級,而在纵坐标軸上标出每一級的种数。联接所获得的各点,就得到一条頻度曲綫,曲綫的某种形式表示群落的一定結構型。

瑙基耶尔方法需要花費頗多的时间,在路綫調查时,它很少被采用。测定頻度的另一种方法,即所謂新西兰点測法,較不繁重;这种方法是柯克凱恩和列威(A. H. Cockayne, Bruce Lewy)在研究新西兰的草甸时拟定的,后来主要在大洋洲和美洲获得了相当普遍的使用。在这里,直接取一些点,来代替瑙基耶尔方法的小样方。取点是借助于一个简单工具来实现的,这个工具状如一个立架,其中有一排向下的針(10 枝針,彼此相距 5 厘米);同时,記下为針刺穿或与針接触的各个种。

因为工具不长,所以应当使它沿着記名点数样方的一条或两条对角綫移动。然后,用每一个种的那些与針接触的个体数目与針在工具移动路綫上的接触点总数的比例的百分率,来表示該种的頻度。

有时可以直接用有厘米刻度的直尺或米尺,来代替有針的工具,这时,就要記下与米尺上每隔一定距离(例如每隔 5 厘米)的各个刻度接触的那些植物。在研究高山五花草甸时,我成功地应用了这种經過簡化的方法,但对于較高的草群來說,就应当使用結構也充分简单的带針工具。

起初,点測法仅仅用来测定頻度,用来代替較繁重的瑙基耶尔方法。后来发现,当点的数目很多时,这种方法也可以用来测定盖度。可是,Л. Г. 拉孟斯基(1952 6)根据實驗性检查,作出結論:例如,在人工播种的放牧场的頗为简单的草群中,必須有 1,340 次針刺,而且在这种情形下平均誤差达士 15%。对于較复杂的草群來說,按照拉孟斯基的意见,必須有好几千次針刺,虽然如此,但拉孟斯基仍然认为,在简单的均匀的草群中研究各个种的盖度时,这种方法无疑是值得注意的。

在以叶子向上的窄叶草本植物(例如禾本科和莎草科)占优势的草群中进行工作时,一切处于針下的植物,很少为針所刺穿。在这样的情形下,要記下与針接触的植物。在稠密的草群中,几个种的个体可能一下子同时与一枝針接触,这时,要記下一切的种。

1958 年,在沿海边区内把經過改良的草甸地段的种类組成和对照地段的种类組成进行比較时,我們曾經使用点測法。在面积大約为 0.5 公頃的每一个样地上,我們在 50 个均匀分布的地点上安放带針立架,这时,立架在 25 个情形下沿着一个方向排列,而在 25 个情形下沿着与該方向垂直的另一方向排列。在每一块样地上,用这种方法总共取 500 个点。获得的結果提供了关于各个种在不同地段上的頻度的明显观念,但表明这种方法完全不适用于测定盖度。

## 五、聚 生 度

这个特征是指某一个种在某一地段上是单株生长，或成群生长，如果是成群生长，那末，这些群有多大，群中的各个体有多密。在样地描述表格中，可以不設立聚生度一栏，但如果某一个种成群生长，就应在多度一栏中适当注明。例如，如果植物成密群出现，可使用符号 gr. (gregariae)，而如果成稀疏（“云集”）的群出现，群中可能还掺杂着其他种，则可使用符号 cum. (cumulosae)。这些符号与多度符号結合起来使用，例如，sp.—gr.；cop.₂—cum.；等等。

布瑞-布朗喀(Braun-Blanquet, 1951)提出了表示聚生度的等級制，包括下列各級：1=单株；2=成群；3=成小班点；4=成小集群，或成大班点，或成片；5=成大丛。

这个等級制为法国、瑞士、德国、波兰和一些其他国家的很多地植物学家所使用。而且聚生度等級通常放在多度等級后面。例如：*Anemone nemorosa* 4.3 表示，多度被确定为 4 級，聚生度为 3 級。或者例如，*Milium effusum* + .1 表示，植株少量出现，而且成单株星散分布。

## 六、生 活 强 度

这个特征通常只用来指那些在某一群落中受到明显抑制、或者相反地非常蓬勃发育的种。生活强度直接用简单評語在“附注”一栏中标明。

在很多地植物学参考书中，生活强度通常是按照下面一个特征来評定：該种在群落中是否完成自己的一切发育期直到开花和結实。例如，布瑞-布朗喀和帕威-雅尔德建議使用下列的生活强度級(轉引自 Алексин и др. 1925)：

- (1) 通过自己全部生活史的植物；
- (2) 生活史不完全但营养体发育强烈的植物；
- (3) 上一項的植物，但营养体发育微弱；
- (4) 只有时出苗但后来死亡的植物。

可是，实践表明，这个等級制只較为适用于非常詳細的調查，但在詳細調查时，这个等級制已經不十分詳尽；因此，最好使用 T. A. 拉波特諾夫的方案(第 43 页)来代替。然而，在普通的路綫性描述时，研究家通常不能为一切种追溯它們在該植物群落中是否通过全部生活史。此外，大多数的种的一部分个体通过全部生活史，而一部分个体則沒有通过，例如，很多草甸群落就是这样；在这样的情形下，已經不是为整个种記錄这个特征，而是为这个种的各个体記錄这个特征。考慮到这些因素，建議在粗放的路綫調查时只記下一般发育程度，例如“受抑制”或“株丛很大”等等，并指出植株高度、株丛直径来加以补充。

## 七、成 层 现 象

在評定某一植物种属于哪一层时，必須非常小心，并考慮到上述有关层和冠之間

的差异。层通常用罗马数字来表示：符号 I 表示最上层，II 表示其次一层，等等。如果种应当属于哪一层不十分明显，那末，最好直接记录它的个体高度（平均高度，或最好是常遇到的个体高度）的厘米数，或者对于乔木来说记录个体高度的米数。为了便于记录个别草本植物和整个草本层的高度，可以使用一片有刻度的硬纸板或胶合板来作为屏幕。

## 八、镶嵌性（小群聚）

为了研究一个样地范围内的各个小群聚，要建立一些较小的以平方米计算（例如在草甸上和草原上）的样方，或者描述样线和样带。以平方米计算的各个样方不是简单地均匀分布于整个地段，而是适当地配置，以便遍及一切的小群聚型（小群丛），或者最好这样配置，使得每一小群丛都不是出现于一个样方中，而是出现于几个样方中。在每一个以平方米计算的样方中，要对一切小群丛斑点的分布进行投影测绘，然后利用 И. Г. 柯尔涅娃方法（第 369 页），测定每一小群丛在群丛地段总面积中的参加度百分率。对于每一个小群丛，要确定在其中占优势的各个植物种，并确定某些特殊的环境条件：小地形部位、土壤湿度、死地被物聚积情况。要为每一小群丛记录 2—3—4 种优势植物。例如：小群丛 *Calamagrostis langsdorffii + Artemisia stolonifera + Trifolium lupinaster* 表明，在该小群丛中，大叶章占优势，匍匐蒿占第二位，野火球占第三位。

小群聚的样线描述在小地形（微地形）表现显著的地点具有特殊的意义。在描述小群聚时，用下面的简单方法方便测量小地形：在预定的样线的两端，各把一个木桩钉入土中，并在两个木桩上尽可能接近地面处，拉紧一条严格水平的绳子（借助于水准仪或借助于带有测锤的量角器），绳子上每隔 5 厘米有一刻度。沿着小剖面线行进，描述各个小群聚的种类组成和其他特征，方便在绳子的每一刻度处设立一枝严格垂直（借助于测锤）的有刻度的直尺或米尺，并记下直尺和水平绳子的交叉点的高度。后来根据获得的数字，可以容易而充分准确地绘出该地段的小地形剖面图，并在图上标出（使用某些图例）一切被记录下来的小群聚。用这种方法，可以获得每一小群聚型对某一小地形类型的适宜程度的准确资料，这样可以加速认识各个不同小群聚的生态特点。格罗斯盖姆及其同事在研究南高加索的高位山地草甸和五花草甸时运用了这种小地形剖面法。

在森林中，可能遇到有一切层（其中包括乔木层）的小群聚，以及没有乔木的林隙地小群聚。在森林中，为了进行镶嵌性的投影测绘，已经不是利用记名点数样方，而是利用样地，直接在样地的范围内划出各个小群聚的边界，然后把各个小群聚合并为小群丛。在把有乔木的森林小群丛加以命名时，乔木的名称放在第一位，并在乔木树种名称之后的括号中，标出由树冠造成的遮阴度。例如：小群丛 *Larix dahurica*（遮阴度 0.4）—*Vaccinium vitis idaea + Lathyrus humilis*。在这个小群丛中，意气松和牙疮痘的环境形成作用，被评定为大约相等的（因为意气松并不造成强烈遮阴），因此，在括号之后不是写上“加号”，而是写上“破折号”。至于矮生山黧豆（*Lathyrus*

*humilis*), 則虽然它也属于小群丛的优势种之列, 但它的作用小于意气松和牙疙瘩, 因此, 在山黧豆的拉丁名称之前写上“加号”。次要的植物种完全不写入小群丛的名称中。

我們已經討論了研究小群聚的一些方法, 在应用这些方法时, 我們把各个小群聚看作虽然是面积不大、但却是十分完整的植被单位, 换句話說, 看作綜合体。可是, 也可以用另一种方法来認識小群聚, 就是說, 先查明哪些植物种在同一个群丛的范围内或甚至在其中一个群丛地段的范围内最常一起出现。这样的方法是 A. II. 伊里因斯基和 M. 波謝里斯卡亚(Ильинский и Посельская, 1929)建議的, 后来在 H. Я. 卡茨(Кац, 1943, 1948a) 和 A. A. 乌兰諾夫(Уранов, 1935)的著作中得到发展。波兰地植物学家莫狄卡(Motyka, 1951)也非常重視这种方法。H. Я. 卡茨(Кац, 1948a)建議按照下列的公式确定每一对植物种的共輓系数(коэффициент сопряженности):

$$K = \frac{P}{m}$$

其中  $P$  代表一个种同另一个被比較的种一起出现的頻度百分率,  $m$  代表种的总頻度百分率(根据瑙基耶尔的方法测定)。测定共輓性的这种方法比莫狄卡建議的方法准确得多; 莫狄卡的所謂团结系数(коэффициент спаянности), 是指两个被比較的种一起出现的样方数与仅仅其中一个种出现的样方数的百分比。卡茨的方法还考虑到每一被比較的种的頻度, 而莫狄卡的方法則忽略这一点。此外, 这两种方法都有某些缺点。B. A. 贝科夫(Быков, 1957)在討論测定种共輓性的方法时, 指出: 从事于这项工作的一切研究家們, 都沒有注意到某一个种的各个个体的营养面积。为了克服这个缺点, 建立的样方必須不是正方形的, 而是圓形的, 而且被研究的种的一个个体应当处于样圓的中心。样圓的面积应当大約相当于这个个体对环境的影响的范围, 这一点在实践上当然是很难测定的。由上述一切可以看出, 在研究各个植物种一起生长的规律性时, 不从个别种出发, 而从作为小綜合体的小群聚出发, 是比較容易和可靠的。可以按照每一小群聚斑点的自然边界来确定样方的大小和形状, 以代替某一个种的每一个体的营养面积的极其不准确和困难的测定。

## 九、周 期 性

为了研究周期性, 必須在描述群落时标明每一个种的物候期。为了这一点, 可以使用縮写的文字符号: 营养, 初花, 开花, 未熟果, 落籽, 死亡。利用阿略兴建議的符号, 也是方便的: —(破折号)是开花前的营养;  $\wedge$  是开始现蕾;  $\circ$  是初花;  $\bigcirc$  是盛花;  $\text{C}$  是落花;  $+$  是落花, 但种籽未成熟和未脱落;  $\#$  是种籽(果实)脱落;  $\sim$  是落籽后的营养。

最近, 人們常常利用数字符号来表示植物各个发育期: 1 是营养, 2 是现蕾, 3 是开花, 4 是結实, 5 是营养終止, 6 是休眠期。此外, 在每一发育期内, 还划分一些亚期, 这些亚期也用数字来表示。

无论在定位調查时和在路綫調查时, 都要考慮到周期性。在第一种情形下, 我們

获得同一些群落在很多年內的季节性发育的資料；在第二种情形下，我們获得那些在路綫調查行进时描述的一切群落的一次物候資料。

无论在路綫調查时，以及特別是在定位調查时，都发生一个問題：在确定那些构成群落的植物种的周期性时，是否应当在整个样地上进行，或者是在該样地內建立的一些不大的記名点数样方上进行？И. Н. 贝德曼(Вейдеман, 1954б) 編写了一本有关地植物学研究中的物候观察方法的詳尽指导书，她建議在記名点数样方上研究群落的物候，样方面积对于草本群落來說至少是 4 平方米，对于森林群落來說是 100 平方米，而且在每一公頃上至少应当建立 10 个这样的样方。記名点数样方的面积不大，使我們有可能查明每一个种的那些同时处于各个不同物候期內的个体的数目之間的比例。永久的記名点数样方应当用小木桩作記号，并在其中一个小木桩上写出样地号数和記名点数样方号数。

在进行較詳細的研究时，把一切不开花和不結实的个体仅仅注明为正在进行营养的个体，是不够的；最好分别为每一个种記錄幼苗、幼株和成年个体的数量比例。計算的結果可以用等級、百分率或絕對数字来表示。在不久以前，天然更新的这种研究仅仅在森林学中进行，可是，现在已經可以举出很多精心从事研究草本群落更新的科学家。在以这方面的成就而聞名的科学家中，我們將首先举出苏联植物学家 Т. А. 拉波特諾夫和 И. Д. 波格丹諾夫斯卡亚-吉因涅甫。

在草本群落中，这一方面被研究的主要的是草甸群落；而且曾經发现，在草甸上，由种子长成的幼株，大部分在最初几年內就死亡，而其余的植株发育得很慢，到第 3—8 年才达到成年状态。草甸植物借助于营养方式的更新，就是說，借助于分蘖和枝条形成的方式的更新，进行得快得多。

拉波特諾夫也确定草本植物的年龄。他建議的确定年龄的方法如下：对于亚高山銀蓮花(*Anemone fasciculata*)來說，是根据叶柄和叶鞘的維管束的残存物（这些残存物状如地上枝基部的纖維聚积物）；而对于伞形科植物 (*Agasyllis latifolia* 和 *Libanotis montana*)來說，則是根据枝条在垂直根状茎上着生的痕迹，等等。同时，他确定，草甸上的草本植物的个体年龄相当大，达 10 岁以上，而在个别情形下甚至达几十岁。

在永久样方上进行的群落中的更新和个体发育的定位研究，提供特別值得注意的結果。С. Փ. 札卡良(Закарян, 1930)在穆干荒漠（阿塞拜疆共和国）的盐生群落中研究了这些过程。她采用了面积很小（1 平方分米）的永久样方的方法，这种方法为下面的結果証明是正确的：在族聚型和团聚型的很多荒漠群聚（各个一年生种的純植丛和混交植丛）中，起初出现很多幼苗，到后来，才有頗多的幼苗死亡。在一年生盐生植物的幼苗形成极稠密的植丛的地点，用細绳建立一些 1 平方分米的小样方，細绳在小样方的四角处都有活扣，这些活扣套在小木桩上，因而划出面积为 1 平方分米的小样方。在每一个这样的小样方上，在整个营养期內每星期計算幼苗，并繪出幼苗分布图。在某一个种的幼苗的純植丛地点上以及在混交群聚中，都建立小样方。因为在計算时，无论怎样小心，幼苗的正常状态都稍微受到破坏，所以在每一个群聚中建立

几个小样方，以便有可能获得平均数字。最后查明：一些种（例如 *Salsola crassa*）无论在纯群聚和混交群聚中都有大量的幼苗死亡，相反地，另一些种（*Petrosimonia brachiata*）则抑制幼苗混交植丛中的其余的种。此外，在纯群聚中，*Petrosimonia brachiata* 幼苗的最大量死亡并不超过 18%，大多数的幼苗到达开花和结实的阶段。然而，必须指出，上述这两个种在大小和一般外貌上彼此非常相似。

由于对幼苗发育和死亡同气象因素动态进行比较的结果，也获得了值得注意的资料。

在对各个物候期的进程进行详细研究时，除了营养期、初花期、开花期和结实期以外，也应当非常注意相对休眠期，特别是注意芽这时是否生长，注意活的或干的叶在冬季保存或脱落，注意植物个别部分的结冻，注意冬季休眠期的长短。为了观察乔木和灌木的芽的冬态，可以在 И. Г. 谢列布里亚科夫（Серебряков, 1947, 1952）的著作中找到宝贵的方法指示。这个作者把苏联欧洲部分中部地带的野生植物分为三类，这种划分是以次年枝在营养期接近结束时在复苏芽中的成型程度为根据的。第一类植物的次年枝在复苏芽中完全成型，就是说，甚至有了花序和个别花朵。这一类包括苏联的一切乔木和灌木（椴树除外），以及草本植物中的一切早春植物和一部分在夏季上半期内初花的植物。第二类植物的次年枝，在秋季在复苏芽中仅仅营养部分完全成型。这一类包括乔木中的椴树（*Tilia cordata*），以及草本植物中的很多主要在夏季中期开花的种。第三类植物的次年枝的营养部分到秋季仍然来不及在复苏芽中完全成型。这一类主要包括较迟开花的草本植物。И. Г. 谢列布里亚科夫还指出这三类植物在地理分布方面的一定规律性。气候越严酷，就有越多的植物种属于第一类，就是说，就有越多的种具有提早奠基的花序和花。某些种具有两个地理宗：较南方的地理宗（按照复苏芽的发育属于第三类），较北方的地理宗（属于第一类）。例如，地榆（*Sanguisorba officinalis*）就是这样；这种植物在莫斯科附近应当列为第三类，而它的亚北极宗（现在被分出成为一个独立的种 *S. polygama*）则应当属于第一类。

## 十、外 貌

这个特征属于整个被描述的群落，用文字来表达。

可以从阿略兴在“洛塔列夫斯克草原”上（现在唐波夫州所辖，已经开垦）所作的杰出描述中，引用一段来作为例子。

例如，下面是前春季相和早春季相的描述：“雪一旦融解，草原植被就开始迅速复苏。首先返青的是一切北方草原上多么典型的冷杉羽藓（*Thuidium abietinum*），这种羽藓成为整片的一层覆盖着草原，紧贴土壤表面，占据着植物各个地上部分之间的一切空隙。这些植物地上部分绝无生气，仍然带着去年死亡的褐色枯叶。从远处看，草原呈现一幅褐色、凄凉、无生气的景象……”

过了一两星期，草原开始复苏，出现第一批开花的植物；如果春季较早来临，第一批花朵大约在 4 月中旬出现，或甚至更早。这时，我们在草原上遇到大型的淡紫的铺散白头翁（*Pulsatilla patens*）、金星状的红顶冰花（*Gagea erubescens*）以及堇菜的某

些种；此外，这个时期还有一种极其典型的植物，即矮生苔草(*Carex humilis*)。这种非常不美观的植物以紧密的低矮草丛覆盖着草原；由于没有其他植物，它在草原外貌中起着显著的作用(雄小穗的淡黄雄蕊特别显眼)。这样看来，在苔草的淡黄斑点上，淡紫的铺散白头翁在这个时期内特别出色；但一般说来，由于去年植被的残存物，草原仍然或多或少呈现暗淡的外观：盛花和初花的植物并未形成整片的五光十色的植被。

附带提一下，淡紫色的 *Bulbocodium ruthenicum* 在这时候开花；可是，这种植物在开阔的草原上不出现，而在某些山杨植株周围的稍微潮湿的条件下形成一个圈。看来，“它是洛塔列夫斯克草原上第一种开始开花的植物”(阿略兴，1925 a，第14页)。

## 十一、生境的特征

上述的一切特征属于群落的结构。但是，除了这些特征以外，在描述样地时还必须考虑到生境的特征。

首先要指出地形特征，而且如果样地位于山地区域内，则必须记录海拔高度(标出其近似值，或者借助于空盒高度计来测定)，然后标出整个地域的地形一般特征：山脈，高原，平原，山顶，等等。如果样地处于坡地上，就必须记录坡向和坡度。坡向借助于罗盘来测定，并要准确地标明，不但要使用符号南、北、东、西、南东、北西、北东、南西，而且要使用南南东、东南东等等。坡度或者用肉眼测定，或者为了掌握初步技能，用量角仪测定，或者直接用有测锤的量角器来测定；在后一种情形下，要使量角器的直边平行于坡地表面。在有复杂山区地形的地点，应当不仅记录直接建立样地的那一小型坡地(小坡地或中坡地)的坡度和坡向，而且要记录大坡地的坡度和坡向。其次，记录土壤特征，或者(在较不详细的研究时)只记录深达25—30厘米的土层。在描述植物群落生境时，土壤的下列特性是最重要的。

1. 土壤颜色具有重要意义，因为它与土壤化学组成有关。在判定颜色时，如果

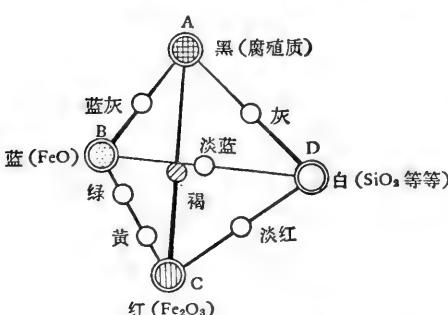


图 42 土壤颜色模式图

(引自 Захаров, 1927; 经过 Соколов修改, 1940)

按照铁减少或淋溶的程度，土壤在颜色模式图上排列在BD线上和CD线上，随着淋溶的加强而向顶点D移动。

很难用一种颜色来描述，则指出该颜色的深浅度或色泽(淡褐色、暗棕色等等)，或者指出过渡性颜色(棕褐色)。黑的土壤颜色或色泽，决定于腐殖质在土壤中的含量，红色决定于氢氧化铁的含量，淡白色决定于石灰、石膏和二氧化硅的含量。C. A. 札哈罗夫(Захаров, 1927)用一个非常明显的模式图，来表示由于各个不同组成部分在土壤中的含量而呈现的颜色效应，这个模式图后来又经过 С. И. 索科洛夫(Соколов, 1940)加以补充(图 42)。从这个模式图可以看出，在土壤中如何出现黑色、红色、白

色和蓝色之间的极其多种多样的居间颜色。土壤颜色还部分地决定于湿度，这一点在描述时必须考虑到。

2. 土壤结构是指土壤(只要它不是无结构的)破碎成的那些结构单位或团聚体，它们通常以小团粒的状态出现。基本的结构类型如下：块状结构(结构单位形状不规则，大小为5—10厘米以上)，团粒结构(结构单位小于5厘米，形状接近圆形)，核状结构(结构单位大小为0.5—1厘米以上，有非常显著的棱)，粒状结构(结构单位小于0.5厘米)。此外，还有柱状结构、板状结构和某些其他结构。土壤结构性决定于它的机械组成，决定于胶结性胶体在土壤中的含量；而结构的特征则决定于温度和湿度的状况，以及决定于某些矿物盐类的有无。此外，土壤结构性决定于它的机械组成；例如，砂质土和砂壤土以及粘质土，常常没有结构，而粘壤土(粘粒比砂粒占优势)常常是结构性的。

3. 土壤及其个别土层的厚度。在发育的土壤中，常常表现出下列的层次：

A<sub>1</sub> 层——腐殖质聚积层，通常具有较暗的颜色。

A<sub>2</sub> 层——过渡层，或常常是淋溶层。

B 层——淀积层。

C 层——几乎未受成土作用所改变的母质或心土。

还可以划分出最上面的一层A<sub>0</sub>，这一层是由雕落的枯叶或枯针叶、枯枝碎段等构成的，并混有一些腐殖质。在森林中，这一层叫做森林残落物，在草原上叫做草原残落物。也有人把这一层叫做死地被物，但这一术语是不妥当的，因为在这一层中有不少的小型的土壤动物：蠕虫、昆虫等等，还有很多微生物。

为了研究土壤厚度并把土壤分成一些层次，可以利用土壤的天然裸露(断崖，路边斜面)，但预先要用铲子把裸露表面加以重新修整。在另一些情形下，可以挖掘土壤剖面，就是说，挖一个长方形的坑，坑壁的一面要削得平坦和严格垂直(以便研究各个土层)，而相对的一面则筑造一些阶梯，以便人们下到剖面坑的深处。

不深处就有角砾或整块石质岩(石质山坡常常如此)的土壤的厚度，也可以用J. I. 拉孟斯基建议的方法来测定。这种方法的内容如下：用一枝长35—48厘米的不粗的、但十分坚硬的钢条来探测土壤，钢条的下端打扁和削尖成棱标状，而上端则弯曲成耙状。用力把探测器钻入土壤中，在钻入时稍微转动探测器，以便克服小的障碍，转深到顶住石块或角砾时为止。此后，在地面高处用手指握住探测器，把探测器从土壤中拔出，并量度探测器在多少深度顶住石块。

4. 土壤骨骼。这是指侵入土壤中的石块和小碎石。土壤可以是非粗骨的、弱粗骨的和强粗骨的。此外，骨骼的特征也具有意义。石块的棱角状表明，这些石块是在当地形成的，或者是从不远处移入的；石块的近圆状指出，石块是由于水的作用或

表 14 土壤骨骼的特征

碎屑大小	碎屑形状	
	圆 形	棱 角 形
1—3 毫米	粗砂(小圆砾)	} 小角砾
3—30 厘米	石砾	
3—10 厘米	圆砾	角砾
>10 厘米	漂砾	石块(粗碎片)

偶而由于风的作用而滚圆的。除了当地形成的土壤以外，坡积物（暂时水流从山上带来的运积物）也具有棱角状的骨骼。冲积物（河流运积物）以及海流运积物和湖积物，则具有滚圆状的骨骼。按照碎屑的大小，土壤骨骼的特征可以用表 14 中列举的指标来说明。

5. 机械组成。土壤中所含的小于 1 毫米的岩石微粒，叫做：砂粒（0.25—1 毫米），粉粒（0.001—0.25 毫米），粘粒（0.001 毫米）。这一切土粒，从砂粒到粘粒，构成土壤细土，而大于 1 毫米的侵入体则形成土壤骨骼。土壤细土的土粒，不应当同由同一些细土粒构成、但为土壤胶体所胶结的小结构单位或团聚体（小团粒、粒状体等等）混淆起来。

细土全部是砂粒的土壤，叫做砂质土；如果砂粒同较小的土粒（粉粒、粘粒）混合着，那末，在砂粒占优势的情形下，土壤叫做砂壤土，而在粘粒占优势的情形下，土壤叫做粘壤土。但如果土壤中完全没有砂粒，那末，这样的土壤或者可能是粉质土，或者可能是粘质土。粘壤土是自然界中最普遍的，这些土壤也最有利于大多数植物的生长。砂质土在干燥天气下在上层中强烈干燥，而在下层中则集中着由于上层显著透水性而容易向下渗透的水分。粘质土则相反：它们使下向水流很难透过，而具有很大毛管性；由于这一点的结果，水分在这样的土壤中容易由下向上移动；当为水所饱和的上层最后干燥时（在干旱时期），土壤表面形成一重对很多植物极有害的坚实的龟裂的结皮。粘壤土没有砂质土和粘质土所固有的这些缺点。土壤的机械组成也与土壤肥力（可利用的营养物质的丰富含量）有联系。土壤的机械组成在野外环境内可以借助于把土壤浸湿、然后揉成“小长条”的方法大致测定出来。在这种情形下，粘质土形成的“小长条”非常坚固而细长，粘壤土形成的“小长条”在进一步揉长的时候折断，而砂壤土则不可能揉成“小长条”。

土壤机械组成的较准确测定是在实验室进行。

6. 有机残体可能出现在整个土壤体内部，也可能出现于表面。在后一种情形下，正象上面屡次指出的，有机残体形成所谓死地被物，在森林中叫做森林残落物，在草原上叫做草原残落物。应当指出残落物是否形成整片一层或断断续续，并记录这一层的厚度，以及那些构成该层的残体的特征（枯叶、枯针叶、死草丛的一部分、死苔藓残体等等）。未完全分解的有机残体在土壤体内部的聚积，使土壤具有泥炭化（如果这些残体很多）或半泥炭化（如果这些残体很少）的特征。

在必须进行较详细调查的情形下，要从一定面积（最好是  $50 \times 50$  厘米）的小样方上采集森林残落物（或草原残落物），使它干燥，然后加以分类，并分别称重每一类。

我和 E. I. 哲纽克在利沃夫近郊对森林残落物进行这样的研究时（Ярошенко и Дженюк, 1951），把它分为下列几类：（甲）乔木植物的枯叶（或枯针叶），（乙）枯树枝的碎段，（丙）果和球果，（丁）草本植物残体，（戊）粗腐殖质（半分解的残体），（己）软腐殖质（颇为分解的残体）。在另一些情形下，再加上一类：苔藓残体和地衣残体。此外，还测定：残落物的厚度，它的总重量，软腐殖质的交换酸度（在  $KCl$  提取液中的 pH）。在较深入的研究时，还要对燃烧残落物后获得的灰分作出全量化学分析。例

如, C. B. 佐恩 (Зонн, 1950) 曾經在高加索西北部的山地森林中进行过这样的研究。在森林中, 残落物的研究无论对于评价某一林型的土壤保护作用来说, 或者对于研究森林更新条件来说, 都是极其重要的。把这项研究同小群聚作为某些小环境条件指示者的研究结合起来, 是令人感兴趣的。

7. 农学評定和林学評定。在土壤野外描述的最后, 必須給予土壤以农学評定或林学評定, 以及定出該土壤所属的土类和变种(如果可能的話)的名称: 黑土, 栗土, 棕色半荒漠土, 灰色森林土, 灰壤, 棕色森林土, 腐殖质碳酸盐土, 山地草甸土, 山地草甸泥炭化土, 等等。我們在这里不可能叙述一切的土类和变种, 只是建議讀者参考土壤学参考书。

上述一切最主要土壤特性, 要在观察上面 1—2 层时(在較不詳細的調查时)記錄下来, 或者在观察一切层次直到母质时記錄下来, 并分別記錄每一层的厚度。样品的實驗室分析可以根据不同的計劃来进行, 但最重要的是测定: (甲)机械組成; (乙)腐殖质含量; (丙)碳酸鈣含量; (丁)作为土壤酸度指数的氢离子浓度(pH)。有一种用来野外测定 pH 的仪器, 叫做 pH 通用指示剂。

在一切情形下, pH 最好不是在水提取液中测定, 而是在 7.5% 的 KCl 溶液的提取液中测定, 因为在这种情形下, 获得的数字較接近于土壤溶液中呈现的氢离子浓度(土壤溶液永远含有矿物盐类)。在水溶液中, 中性反应的指数是 pH 7, 酸性土壤的 pH 小于 7, 而碱性土壤大于 7。但在 KCl 溶液中, 一切数字都稍微偏小, 以致中性土壤在这种情形下表明 pH 为 6.7, 或 6.5, 而有时 6.0(决定于其他土壤特性)。在强碳酸鈣质土和强酸性土构成复区的地方(这种情况引起植被的相应斑点性), pH 的测定是最值得注意的。

为了更詳細描述土壤特征, 应当采取土壤样品(每一自然层次分別取样)以进行實驗室分析。實驗室分析不应当仅仅限于研究化学組成和机械組成。必須特別注意土壤微生物区系, 就是說, 注意哪些真菌或細菌占优势。查明哪一类細菌过程(好气过程或嫌气过程)在土壤中发生, 以及查明土壤中有无菌根, 都是极其重要的。测定每单位体积土壤中的細菌总量以及某类土壤动物的总量, 是非常值得注意的。

8. 地下水位的测定非常重要, 特別是在研究潮湿的沼泽化草甸和森林时, 更是如此。在为每一群丛或群丛組測定了典型的地下水位之后, 比較不同地下水位时的草群特征, 我們因而开始查明: 在用排水方法人工降低地下水位时, 植被将朝着哪一方向发生变化。地下水位应当在較不潮湿的季节內测定, 而且必須有重复, 就是說, 对于每一群落型來說, 至少必須在被研究的地域的各个不同地段上进行 3—4 次测定。

关于地植物学研究中的土壤調查和水文調查的較詳細問題, 請參閱《野外地植物学》一书(1959 年, 第 138—248 页; И. Н. 贝德曼和 P. A. 菲連科的論文, A. A. 札瓦利申和 T. A. 罗日諾娃的論文)。該书也收集了 T. B. 阿里斯科夫斯卡亚有关土壤微生物区系研究方法的論文(第 412—434 页)。

9. 經濟評定。这个指标在地植物学研究中是必需和非常重要的。的确, 在粗放的路綫調查时, 通常限于简单描述經濟特性, 在样地描述表格中填写相应的栏; 虽然

如此,但这样的简单描述也应当是清楚的、明确的,尽可能不但說明該地段的现代状况,而且初步草拟該地段改良方法。

我們將討論两类自然地段——森林地段和飼料地段——的經濟評定的基本要点。

森林群落的經濟特征描述,应当主要以树群地位級和种子更新保証程度的綜合观测为出发点。如果地位級低,則必須寻找借助于引进較适合該条件的树种来改变树群組成的方法。如果种子更新不显著或不存在(我們所指的不但是一岁齡和二岁齡的幼苗,而且是指老龄的幼树),那末,就必须寻找借助于改变采伐制度和采取其他步驟或者借助于加播較适合該土壤气候条件的其他树种来促进某一树种(或某些树种)更新的方法。必須指出,某一乔木树种的一岁齡和二岁齡的幼苗的不存在,可能不是用土壤气候条件朝着不利方向改变来解释,而是用最近2—3年不是該树种的种子年來解释。大家知道,种子年(大量結籽的年份)对于每一森林乔木树种來說都有自己的周期性,就是說,每隔一定時間就重复一次。研究自然更新,最好是在种子年之后的各个最初季节內进行,这样不但将提供幼树、而且将提供幼苗的传播程度的全部景象。可是,必須考慮到,在种子年之后的第一季节內,某一乔木树种的幼苗通常比在第二季节內多得多,因为一部分的幼苗后来将由于各种不同的不利原因而死亡,而且一岁齡的幼苗特別容易蒙受这样的死伤。因此,应当认为在上一个种子年之后的第二个春夏季节,是充分研究森林自然更新的最好的時間。

割草场和放牧场的經濟特征描述,包括三个基本指标: (1)有用植物和有害植物在草群中的参加度, (2)草群状态, 主要是在践踏程度方面(在放牧场上)以及在經濟单位面积产量方面的状态, (3)土壤肥力。

对于割草场地段來說,应当記錄有无机械化割草障碍物,就是說,有无草墩和灌木。草群的状态不一定符合于土壤肥力。例如,在不久以前还用作放牧场而放牧又无节制的那些地段上,草群可能非常低矮而且受抑制,但土壤却非常肥沃。草群的种类組成則是另一回事,它永远在某种程度上反映土壤肥力。例如,下列植物的大量存在,是土壤非常貧瘠的标志: 禾本科植物的甘松茅(*Nardus stricta*)和西格令草(*Sieglungia decumbens*),以及直根猫儿菊(*Hypochoeris radicata*)、森林委陵菜(*Potentilla erecta* = *P. silvestris*)、小酸模(*Rumex acetosella*)、山柳菊(*Hieracium pilosella*)、帚石南(*Calluna vulgaris*)、大金发藓(*Polytrichum commune*)。下列植物的大量参加,則是肥土的标志: 禾本科植物的草甸羊茅(*Festuca pratensis*)、草地早熟禾(*Poa pratensis*)、大看麦娘(*Alopecurus pratensis*)、燕麦草(*Arrhenatherum elatius*),以及黑蕊菊(*Leucanthemum vulgare*)、多叶蓍(*Achillea millefolium*)、匍匐毛茛(*Ranunculus repens*)。不过,毛茛是草群的不良成分,因为它在新鮮状态下是有毒的(在干草状态下,它的毒性几乎消失或完全消失)。在强度践踏的放牧场上,多叶蓍、雛菊(*Bellis perennis*)、草地早熟禾、白三叶(*Trifolium repens*),是肥土的标志。

在肥力不高但仍然不十分貧瘠的土壤上,黃花茅(*Anthoxanthum odoratum*)大量出现(特別是在割草场上)。肥力的較細微差异,則不是根据优势种来确定,而是根

据确定种来确定(拉孟斯基方法;参阅第 108 页)。

在进行飼料地段的經濟評定时,知道各种植物对于某些牲畜的适口性,是具有重要意义的。I. B. 拉林及其同事們詳細拟定了研究适口性的方法。值得指出,适口性不一定符合于植物营养价值,这一点对于荒漠帶和半荒漠帶來說是特別典型的;在那些地方,有价值的牧草很少,因此,象蒿类那样的植物是牲畜非常爱吃的,常常是飼料的基本种类。

同一个植物种的适口性,在其生活的各个不同时期内是不同的。植物通常在幼龄状态下較为适口。某些植物,例如廿松茅,几乎完全是在幼龄状态下被食用的。最后,同一植物的各个不同部分的适口性,也常常不同,叶子通常最为适口。在研究适口性时,必須注意这一切。

适口性的定位观察直接在放牧场上进行,每 10—15 天一次,而且必须在早晨(这时动物很餓)和在中午休息以前(这时动物已經吃饱,只能吃少量植物)进行。

适口性用等級来評定:

5——特別适口;

4——很适口;

3——中度适口;

2——次中度适口;

1——不很适口;

0——不适口。

这些符号要同植物哪些部分适口的縮写符号結合起来。例如,“5 叶花”表示叶和花特別适口;“4 叶茎 + 1 果根”表示叶和茎很适口而果和根不很适口;“3 植”表示植物一切地上部分中度适口。

II. B. 拉林<sup>1)</sup>建議在放牧场上直接观察时确定适口性使用下面的表格:

放牧场类型.....	.....	观察地点.....
动物种类.....	.....	年.....

植物名称	发育期	在放牧场草群中的參加度 (%)	日期	時間			适口性評定
				早晨	中午	傍晚	
	开花	40—60	5月25日	5植	3植	2植	
	营养	5—10	5月25日	2叶	2叶	2叶	

为了进行較全面的評定,最好采用食用测时法 (хронометраж поедания)。选出 2—3 头牲畜,在 1—2 小时的期間內記錄某些植物为牲畜啃食的次数。对个别牲畜的观察,可以一头接着一头进行,或者最好同时进行。最好既观察成年牲畜,又单独观察幼畜。除了直接观察适口性以外,还应当訪問牧民、畜牧学家等等。为了这一点,也拟定相应的表格:

1) 《原料植物野外研究方法》,1948 年,第 198 页。

19\_\_\_\_\_年\_\_\_\_\_月\_\_\_\_\_日

第\_\_\_\_\_号

植物名称\_\_\_\_\_

地理位置\_\_\_\_\_

生境\_\_\_\_\_

遇到次数和头数

动物名称	春季上半期	春季下半期	夏季上半期	夏季下半期	霜冻前秋季	霜冻后秋季	正常冬季	厚雪冬季	冰冻无雪冬季	干草	特殊条件
马											
绵羊											
山羊											
骆驼											
牛											

报导者\_\_\_\_\_

采访者\_\_\_\_\_

## 十二、样地全面描述的表格

由于植被类型的不同，样地描述的表格具有某些特点。例如，草本群落描述的表格，类似于描述森林的草被层时所用的表格；但对于乔木层来说，表格的形式稍微不同。下面我们将举出用于草甸群落和用于森林群落的两种表格的标准形式。

其中第一种表格也适用于草原群落，但只有一个差别：在草原群落中，还要记录残落物（雕落物）的厚度以及它覆盖土壤表面的程度。描述沼泽植被的表格，也具有某些特点，因为在那，必须详细描述浸湿特征（冲积物浸湿、坡积物浸湿、地下水浸湿、大气水浸湿）和湿度，此外，对于北方沼泽来说，还要指出冻层深度及其与小地形的关系。

下面举出的表格，适用于大小相当于或大于群丛表现面积的样地的一般描述。

此外，正象上面已经指出的，在这种较大的样地范围内，建立一些较小的、即面积为1平方米或50×50厘米的样方，以便进行割草，或者建立一些以平方米计算的样方，以便测定森林中的更新和较详细地研究小群聚。

### 草甸群落描述的表格

第\_\_\_\_\_号

19\_\_\_\_\_年\_\_\_\_\_月\_\_\_\_\_日

群落型名称\_\_\_\_\_

共和国\_\_\_\_\_州\_\_\_\_\_区\_\_\_\_\_

附近\_\_\_\_\_地名\_\_\_\_\_

四周\_\_\_\_\_

海拔高度\_\_\_\_\_坡向\_\_\_\_\_

坡度\_\_\_\_\_地形一般特征\_\_\_\_\_

小地形及其起源

土壤特征

浸湿条件和地下水位

样地的准确面积或大致面积

样地植物名录

順序号数	植物名称	多 度	蓋 度 (%, 投影)	高 度 (厘米)	物候期	附 注

高等植物总盖度：投影盖度和真正盖度

苔藓和地衣的盖度

草丛特征(密丛,疏丛,禾本科,莎草科;最好还注明禾本科和莎草科的草丛密集程度百分率)

草群高度

成层现象

季相(外貌描述)

小群聚及其与某些条件的关系

死地被物

人类和牲畜的影响

野生动物的影响

地段的经济评定

附注(群落的典型性,群落的历史,某些植物种的更新特征,等等)

签字

在描述森林中的样地时,上述的表格适用于草被层;而乔木层的描述则要采用形式稍微不同的表格:在多度一栏中,改填树干盖度,或更常是改填林分遮阴度,此外,并在专门的栏中注明每一树种的树干胸高直径和年龄。这样看来,对于森林群落来说,表格应当分为两部分:乔木层,下层。此外,在森林群落中记录每一乔木树种有无更新,是非常重要的;而为了计算幼苗数目,最好另外建立一些较小(以平方米计算)的样方或样条(1米宽),并在其上准确计算每一乔木树种的幼苗数目。除了幼苗以外,或者象森林学家所说的,除了种子更新以外,必须分别观测那些具有营养繁殖的树种的树桩萌蘖和根蘖。

森林群落描述的表格

第.....号

19.....年.....月.....日

林型或群丛.....

地理位置(共和国,州,区,林场,林,林班).....

地形位置(如果是坡地,则指出坡向和坡度,以及指出海拔高度).....

地形一般特征.....

小地形及其起源.....

表层岩石.....

土壤(土类和变种名称,厚度,颜色,机械组成,结构性,粗骨性,浸湿程度)。一切土层或至少上面两层,都要注明这些特征.....

残落物(厚度,盖度百分率).....

四周(其他林型、草甸、耕地等等).....

人类和牲畜的影响.....

野生动物的影响.....

树冠郁闭度(遮阴度).....

样地面积.....

树群描述

树种	层	组成 (根据树干盖度)	直 径 (厘米)		高 度 (米)		年 龄 (多 数)	物 候 期	附 注
			多 数	最 大	多 数	最 大			

### 更新描述

树 种	組 成 (十分之几)	多 度	高 度 (厘米)	年 龄	更新 种子, 萌芽	状 态 (生活强度)

附注

### 下木描述

树 种	組 成 (十分之几)	高 度 (米)		状 态 (生活强度)	物 候 期	附 注
		多 数	最 大			

下木冠郁闭度

### 草被层描述

一般特征

盖度(%) (投影盖度和真正盖度)

分化成各层, 各层高度及特征

小群聚及其与某些条件的关系(小地形特征, 光照, 残落物发育, 等等), 小群聚一切层的组成(包括乔木层)

植物名称	多 度	盖 度 (%或十分之几, 投影)	生活强度	物 候 期	附 注

土壤表面的苔藓地衣层 (盖度%, 活层和死层的厚度)

无层植被 (藤本植物和附生植物; 指出它们的组成和多度)

草被层和苔藓地衣层的季相(外貌描述).....

整个群落的附注(群落的典型性,动态,成型特征或短期特征,经济评定).....

签字.....

### 第三节 剖面线的描述

除了样地描述以外,还要进行剖面线描述,这种描述在山地区域内具有特别的意义,在那里,这种方法使我们能够用图解很清楚地说明植被和地形之间的关系。选择一定的方向,借助于任何一个从远处可见的目标(悬崖、树木等等)看准这个方向,用罗盘判定该方向的方位,然后研究人员开始行进,并描述植被的一切变化。这时,他要不断测量距离(用步数、卷尺或皮尺),并记下沿着剖面线所遇到的一切群落的边界(从剖面线起点到该边界的距离)。在每一群落地段的范围内,要尽可能准确地记下坡度的度数。如果这种剖面线的测绘(表 15)仅仅是大量样地描述的补充,那末,可以不必详细描述群落,而简单地指出群落的一般特征和暂定名称,并注明相应的样地描述号数。

根据距离和坡度的数字,每一剖面线可以绘出图来。剖面线描述的特点如下:不但必须单独描述非常显著的成型的群聚,而且必须描述一切的短期群聚;至于样地和样方,则通常仅仅建立在成型群落中和最典型的短期群落中。

表 15 剖面线描述的例子

距 离 (步数)	坡 度 (度)	植 物 群 落	附 注
0—30	5—10	撂荒地,逐渐变成草甸: <i>Echium vulgare</i> cop.2, <i>Falcaria vulgaris</i> cop.1。	盖度 80% (投影)
30—96	25	森林破坏后的草甸(参阅样地描述第 24 号)。	
96—110	18	林缘: <i>Quercus macranthera</i> cop.2, <i>Prunus spinosa</i> sp., <i>Viburnum lantana</i> sp., <i>Rosa canina</i> sol.。	櫟树是萌蘖起源,多节状,矮生,高度 2—3 米 <sup>1)</sup>
110—...	15—20	乔木和灌木之间的空隙是上一类型的草甸植被。 櫟-鵝耳枥林(参阅样地描述第 29 号)	残落物由枯叶构成,相当厚(10—12 厘米),整片地覆盖土壤(不同于描述第 29 号的记录)

1) 由于櫟树的矮生性,它的多度是按照德鲁特方法来登记,就是说,当作灌木多度来登记。

### 第四节 植物群落的根系的研究

上面已经指出,在植物群落中,植物的根系也象地上部分那样,常常排列成层。

在这种情形下,土层对于植物根在土壤体内部的垂直分布,发生显著的影响。

研究根系与土壤条件的关系的各种方法,可以分为两个基本的类别: (1)形态法; (2)重量法; 后一类方法是 H. A. 卡琴斯基(Качинский, 1925)。首先开始详细拟定的。

形态法又分为坑道法和水平发掘法。坑道法有时也以美国植物学家威卫尔 (J. Weaver)的名字而命名,其内容如下。在一棵指定的植株附近,挖一条坑道,逐渐把植物根系暴露出来,并用特殊的小型固定器在根系的弯曲处和扭转处把根系固定在坑壁上。然后,借助于安装的铁丝网来描绘根系。

水平发掘法主要适用于根系浅而向四面伸开的植物。同时,进行投影描绘。

A. A. 察索文娜亚(Часовенная, 1951 a)改良了坑道法; 这种方法是掘取一些土壤整段标本,并把它夹在特殊的铁丝网中。整段标本的长是 40 厘米,宽 12 厘米,高 35—40 厘米以上。每一个整段标本都夹在两个铁丝网之间,铁丝网类似于植物标本夹所用的铁丝网,但孔格较小; 然后用浇花喷壶把土壤冲洗掉。在运用这种方法时,被冲洗的根系相当完整地保持自己的自然位置; 这样就使人们容易加以研究,并且使得有可能把根系以这样的状态保存为蜡叶标本。A. A. 察索文娜亚的方法主要应用于草本植物和不大的灌木。

卡琴斯基重量法的内容如下: 从每一土层中挖掘土壤整段标本,然后把整段标本放在筛子上冲洗,并把洗滌过的根加以秤重。每一个整段标本是借助于一个方形箱来挖掘的(方形箱的盖子可以抽出),把方形箱套在事先用铁锤切好的土柱上。然后切断土柱,盖上箱盖,整段标本就准备好了。

B. A. 齐佐夫稍微修改这种方法,他建议不要在每一土层中分别挖取整段标本,而是从整个土壤剖面上挖取一个整段标本,然后在实验室里把该整段标本逐层切开。在冲洗根的时候,根系的最细的、但却是极重要的吸收部分,有丧失的危险,因此,必须借助于几个不同孔型的筛子来进行冲洗; 在最初几次粗放冲洗后流出的水不要倒掉,而要使它通过较细的筛子。

卡琴斯基-齐佐夫方法后来又经过 И. Н. 贝德曼(Байдеман, 1939)作了修改,一切细节改得更加完善; 她还非常重视根的显微分析,以便准确地把吸收部分(有根毛的部分)同输导部分分开。贝德曼所建议的这么仔细的根系研究方法,未必永远是必要的,因为这种方法需要花费太多的时间; 虽然如此,但在该作者的这部著作和其他著作中,我们找到许多在方法上有价值的报导和值得注意的结论。

M. C. 沙雷特(Шалыт, 1950)发现有可能把卡琴斯基方法加以简化: 他取消了箱子,而利用普通的坚固的麻袋,把从挖好的“土柱”上取得的土壤放在麻袋内。同时,可以分好几次从一个土层中取出土壤,并把土壤放在好几个麻袋内,后来,同一土层的这些土壤样本就混在一起。为了把根和根状茎从土壤中冲洗出来,沙雷特把各个筛子安放在一个特殊的木架上(图 43),这样就使工作大大容易进行。下筛是黄铜丝或磷铜丝制成的,具有直径为 0.1—0.2 毫米的密孔; 上筛的孔的密度没有特殊的意义。经过认真洗滌后,使根达到风干状态,然后加以进一步处理(室内处理)。在沙雷

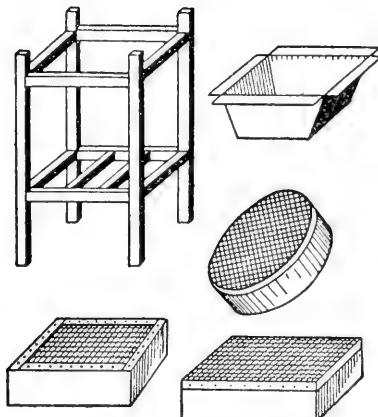


图 43 洗涤植物地下器官的土壤时  
所用的木架  
(引自 Шалыт, 1950)

特的著作中，列举了各个不同群丛中的一些以平方米計算的样方中的根和根状茎在土壤各个发生层中的分布的图解。

在研究植物群落中的根系时，不可仅仅限于查明土壤对根系特征和分布的影响，而且必须考虑到根系对土壤的影响。II. C. 波格列布尼亞克 (Погребняк, 1947, 1951б 等等) 的著作中，有着关于这个問題的有趣資料。波格列布尼亞克說明了土壤“大地构造” (архитектоника) 对于土壤肥力的意义，这种构造是指老死根孔道彼此串联而构成的整个孔道系統。他指出，仅仅把这些孔道看作透水和透气的通道，是极其局限的。土壤大地构造的发展程度，对植被动态发生极剧烈的影响。

例如，在不久前是耕地的土地上和在荒地上，栽培

松树的萎缩可以用下面一点來說明：根据該作者在乌克兰共和国波列謝地区的砂质土上进行的研究，松树的幼根从 1 米多的深处起就遇到强烈压实的砂，因此，它們只能沿着上一代森林的死根孔道而生长。如果没有这些孔道，那末，松树的根系将分布在表层，而树木和树林的生长和生活抵抗力将更加决定于天气条件，特別是决定于干旱。

細根(特別是禾本科植物和莎草科植物的細根)在上层中的稠密聚积，对土壤和土壤动态发生非常大的影响。至于植物的深根系，则借助于把某些化合物从下层汲到上层的方式而影响土壤，就象 B. P. 威廉斯在很多豆科植物方面所指出的情况那样(这些豆科植物能够以这样的方式使土壤上层富有鈣素)。最后，植物根系还通过在根际(根附近的土壤)的微生物来影响土壤(这些微生物的組成对于各种不同植物來說是特殊的)，以及通过豆科植物、胡頹子科、赤杨和某些其他植物所具有的根瘤細菌来影响土壤。

为了认识植物群落的生活规律，不可仅仅限于研究根的分布以及根和土壤环境之間及根和根之間的相互关系。还必须注意植物的根系和地上部分的发育之間的相关性。在这一方面，C. II. 斯美洛夫 (Смелов, 1947) 对草甸草本植物所作的研究，是极其值得注意的。斯美洛夫利用了 B. 罗特米斯特罗夫的方法，他在土壤的不同深处建造的坑壁龕中对正在生长的根端的出现进行了定期的观察。这种方法使他有可能追溯根的連續深入，并把这种深入和植物地上部分发育期进行比較。在耕地上，挖掘一条坑道，深 2.6 米，宽 1.25 米，长 20 米。为了使土壤不致塌落，坑道壁要用木板固定着。通过木板的孔，設置一些壁龕，大小如下：垂直方向 5 厘米，壁深 30 厘米，长 20 厘米。这些壁龕每隔 20—30 厘米一个，排列成阶梯状，沿着坑道的长度越来越深；这样一来，第一个壁龕是在 20 厘米深处，而最后一个是在 200 厘米深处。壁龕孔用外向的金属框固定着，并用栓塞物盖住；而整个坑道也用护板盖住。在每一壁龕的深

处，就是說，在壁龕的后壁，安裝着一面白色小木板作為屏幕，以便人們更清楚地看到正在出現的根。觀察每隔3—5天進行一次，而且繼續進行了三年。觀察對象是人工播種的草甸禾本科植物：無芒雀麥，草甸羊茅，黑麥草，草地早熟禾，紫羊茅，大看麥娘，鴨茅。確定了枝條和根的生長之間的相關性。在抽穗前，即當地上枝最強烈生長的時候，根的加深進行得緩慢。但是，在抽穗之後，根強烈加深，而根的總重量也大大增加。

C. II. 斯美洛夫的研究缺乏植物群落學因素，就是說，沒有研究各種不同草甸禾本科植物的相互影響以及根系發育對這個因素的依賴性。可是，這樣的研宄可以作為擬定另一種也能考慮到上述一點的方法的基礎。關於各個不同植物種的根系相互影響的實驗室研宄，我們上面已經提到了。請參閱《野外植物學》(1960)第二卷中的《植物群落各成分的地下部分的研究》一章。

## 第五節 植物氣候的研究

在專門討論植物群落生態的一章中，已經討論了植物群落對當地的局部氣候條件發生的各種各樣影響，這種影響導致植物氣候的形成。植物氣候的研究可以包括在地植物學詳細研究的計劃中。這項研究可以是定位的，也可以是路線性的。在後一種情形下，要在各個不同群落中進行各種氣象指標的同時測定，正象留狄(Lüdi, 1936)在達沃斯(瑞士)近郊的1936年一個夏季日子內進行的那樣；他就這樣同時研究了四個植物群叢的氣候條件的差異：雲杉林，含有黑果烏飯樹的瑞士杜鵑植叢，以常綠苔草(*Carex sempervirens*)占優勢的旱化草甸，以高山燕麥(*Avena versicolor*)占優勢的中生草甸。當時進行了下列的測定：風速，光強度，離地面50厘米高處的空氣溫度，土壤表面溫度，土壤的2厘米和10厘米深處的溫度，空氣相對濕度，蒸發。可是，留狄的研究不是純粹植物氣候的研究，因為上述各個植物群叢位於不同的地形條件下，而且最主要的是位於不同的海拔高度。這樣看來，在它們那裡觀察到的氣象條件差異，不可以完全歸結為植物氣候。如果被比較的各個群落處於相似的地形條件下，並彼此接鄰，例如，就象A. И. 帕列切克(Палечек, 1927—1928)在研究彼爾米市近郊的柳叢和草甸的植物氣候時那樣，那末，就會獲得較顯著的資料。

正象留狄那樣，帕列切克的研究也是短期的，但不是在一天進行，而是在三個夏季日子內進行，氣象觀察是由11點到19點每隔半小時進行的。在柳叢中，在幼齡柳樹的樹冠中(第二層)以及在草被層中(離地面13厘米和50厘米高處)，帕列切克測定了溫度以及空氣絕對濕度和相對濕度。

在蘇聯，由於研究護田林帶的作用，開展了植物氣候的廣泛研究。這裡所指的包括B. A. 波德羅夫、Я. Д. 潘菲洛夫、Г. М. 杜明、A. B. 施普岑斯基和很多其他科學家的工作。在研究森林植物氣候、特別是研究森林對於周圍地段的植物氣候影響方面，Г. Н. 維索茨基和H. C. 涅斯捷羅夫作了特別大的貢獻，他們被認為是這個方向的奠基者，是当之无愧的。

研究植物氣候時所用的各種各樣儀器，我們這裡將不加以列舉。在詳細敘述研

究植物气候时专门应用的仪器的各种参考书中,可以首先指出 B. II. 卡罗里在《野外地植物学》(1959, 第 100—137 页)一书中的論文《小气候及其在地植物学研究中的研究方法》。

## 第六节 地植物学中的化学方法和生理方法

B. H. 苏卡乔夫(1957 6)正确地指出:“在生物地理群落的各个成分中間,植物群落起着最大的生物地理群落形成作用,如果可以这样表达的話”(第 13 页),又說:“植物群落是一个实验室,其中进行着物质和能量的积累和轉換”(第 15 页)。由此可见,这种轉換的各个个别环节的研究是多么重要的;換句話說,植物群落的化学研究和生理研究是多么重要的。

植物群落的化学研究可以沿着各个不同的方向进行,例如: (1)研究某些矿物盐类在构成群落的各个不同植物种中的积累;(2)研究各种特殊有机物质(生物碱、維生素等等)在一个群落的个别植物种中的积累;(3)研究某些物质在各个不同群落的同一些植物种中的积累;(4)研究某些物质在各个不同的整个群落型中(不考虑个别植物种)的积累,同时还可以单独研究植物群落的地上部分和地下部分;(5)研究一些植物由于把某些物质分泌在周围环境中而对其他植物发生的化学影响;(6)研究植物群落中的营养元素循环。

地植物学中的化学方法具有很大意义,例如在确定放牧场和割草场的飼料价值时,就是如此。为了这一点,要测定水分、灰分、蛋白质、脂肪、纤维素、无氮提取物、磷( $P_2O_5$ )和鈣( $CaO$ )的含量,此外,还要测定維生素(特别是 A 和 C)和氨基酸的含量。这种分析所用的样品应当至少具有 200 克的风干物质。維生素含量必須既在鮮草中测定,也在干草中测定;后一种情况对于割草场來說特別重要,而对于放牧场來說,可以限于测定鮮草中的維生素。既要在开花期內分別采集各个种的植株,也要采集整个草群样本,来进行分析。在較詳細研究时,最好测定每一植物种的化学組成在不同季节內的动态;同时,飼料物质动态和化学机制的同时研究,将提供特別有价值的結果。必須考慮到,植物的飼用价值还决定于它的消化程度。很多植物种的消化度系数已經确定;现在已有一些专门的图表,用来按照各个不同植物种的化学組成和消化度系数来确定它們的营养价值(Ларин 等人,1950,1951,1956)。

在采用不同方法改良飼料地段时,就是說,在施肥、排水等等时,某种植物的化学組成将发生如何变化;能預見这一点是有很大意义的。研究各个不同群丛中(在貧瘠的、肥沃的、排水不良的、排水良好的等等土壤上)同一个植物种的化学机制,才能回答上述一点。

至于植物群落的純粹生理的研究,則应当把它理解为在野外环境下研究构成某一群落的各种植物和整个植物群落(群落生理学)的生理过程。在这种情形下,应当利用专门为在自然环境內进行生理研究而拟定的各种方法。O. B. 札年斯基在上面提到的《野外地植物》一书中(1959, 第 245—365 页)对这种方法作了最新的詳細的綜合報导。各个群落型的生理研究,同各該群落型的植物的解剖特征描述結合起来是有

益的。

Л. А. 伊凡諾夫及其很多同事們极其广泛地开展了森林树群生理学方面的研究。

## 第七节 地植物学中的生物物理方法

在最近的年代內,由于生物物理学部门中各项研究工作的普遍发展,相应的方法也开始被引入地植物学中。可以指出两种基本的工作方向: (1) 运用示踪原予以探索进入植物群落中的各种化学元素的命运; (2) 研究放射性辐射对植物群落的組成和结构的影响。苏联科学院乌拉尔分院生物物理学实验室在 H. B. 季莫菲耶夫-列索夫斯基(Тимофеев-Ресовский, 1957)的领导下,举行了試驗性的研究。在第一組的这样試驗中,把鈾裂变物溶液加于一些特殊的隔离的小畦中,剂量为每--平方米土壤 1 毫居里到 100 毫居里,小畦中混合播种着 15 个不同的草本植物种: 小麦、大麦、燕麦、巢菜、小扁豆、驴喜豆、苜蓿等等,这些种形成了三层群落。后来,周期性地测定地上部分和地下部分的产量以及种子产量,这时計算和量度一切植物,并从一切植物种中和土壤中采集样本以测定放射性,此外,并在土壤中周期性地测定: 土壤細菌的总量和种类組成。曾經确定,在土壤中加入浓度較低的辐射体时,无论地上植物群落和土壤細菌区系的生物物质数量都由于受到刺激而增加,但成层现象和质量組成沒有发生显著的变化。辐射体浓度的增加則导致生物物质数量的减少以及植物群落結構的强烈变化。辐射体的极高浓度,也导致群落和土壤細菌的抑制和显著变化。此外,还发现,植物从土壤中吸收了显著数量的辐射体,这些辐射体后来由于植物的死亡而积累在土壤的上面的腐殖质层中。

在第二組的試驗中,把各种不同浓度的鈾裂变物溶液加于一些水生植物培养池內,这些培养池是一些彼此連通的不易流水的水槽以及一些小池子。当时研究了那些在表面附生而主要由藻类和纤毛虫构成的水生附生植物的数量增长和組成变化。此外,无论在水生附生植物中和在水中,都測定了放射性浓度。这些試驗的結果类似于鈾对陆生植物群落的影响的結果。浓度低的鈾引起水生附生植物数量的增加以及它們的质量組成的某些变化。由上部排水道連通起来的三个水池构成的装置,总容积大約为 50 立方米,这个装置非常有效地使水解除放射性,使水的最初放射性的不到 1% 通过。生物体从水中吸收辐射体,而后来在死亡后把辐射体积累在水底沉积物中。

同一實驗室的研究人員 H. B. 庫里科夫 (Куликов, 1957) 研究了人工播种的植株,这些植株的种子事先在鈾裂变物溶液中浸过,而对照的种子則在自来水中浸过。鈾裂变物溶液主要含有鉻 89 和 90、釔 90、鋯 95、銻 95、釤 106、鉻 137 和鉻 144,而不是化学純和放射性純的。种子播种得很稠密,以便引起繁殖过盛,同时,又使各种草本植物复杂混生,这些植物是由 30 个种构成的: 小麦、黑麦、大麦、燕麦、稷、冰草、蚕豆、巢菜、小扁豆、菜豆、豌豆、大豆、亚麻籽、荞麦、蕓蘿、罂粟、綫草等等。研究了全部生物体的一般动态以及逐种逐层的生物体的动态。也測定了放射性在各个群落中的分布。当时查明,对于一切植物种來說,根中的放射性浓度比地上部分中高得多。在

輻射体的各种不同浓度下，各个不同种的放射性在群地上部分的总放射性中所占的百分率是不同的。此外，还观察到群落的数量結構和质量結構的显著变化。正象在把輻射体加于土壤中的試驗那样，这里也发现，小剂量的輻射体导致群落生物物质数量的增加。同时，生物物质数量的增加不是由于单株平均重量的增加，而是由于单位面积存活植株数目的增加。由此可见，小剂量的輻射体緩和了植物的相互抑制。

这类研究的实践重要性，现在虽然还不能完全确定，但将来看来是很大的。无论是否把輻射体加入群落中或是消除群落中的輻射体，方法的拟定都具有特殊的意义。用这样的方法，将达成控制植被的新的可能性，获得无论在数量上和质量上提高单位面积产品的新方法。

用生物物理学来装备地植物学的另一个方向、即第三个方向，不是以植物群落的生物物理状态的放射性变化为基础，而是以植物群落的自然生物物理特性的数学解釋为基础。这样的研究正在科学院生物物理研究所中进行，其中的一些結果已經在 Г. Ф. 希里米的某些著作中发表。希里米在《理論森林生物地球物理学》(Хильми, 1957)一书中，认为不但利用数学来揭明非生物界的规律是正确的，而且利用它来揭明生物界的规律也是正确的，他写道：“实际上，在认识生物界和非生物界的可能程度方面，并沒有原則的區別。只有暫时的由历史造成的區別，这样的區別是由于生物界現象較为复杂和較少被研究。这些區別在科学的进一步发展中将逐渐被克服；相信这一点，完全不意味着否定物质运动的生物学形式的特殊性”(第 7 頁)。

Г. Ф. 希里米曾經嘗試运用数学的維數論(теория размерностей)，提前一百年以上对森林树群的生长和密度进行預报。維數論的典型特点在于分析一个特征值集，其中的各个特征值不是用一个而是用几个或很多个量度单位系統来量度的。如果仅仅利用一个量度单位系統，那末，就不可能运用維數論方法。在解决森林生物物理学的若干問題时，該作者利用了四个单位范畴：数目单位N(表示有机体数目)，长度单位L，时间单位T，能量单位E。維數方法使我們在知道各个基本量度单位后能够获得各个导出单位。

維數論方法和其他数学方法的差异如下：这种理論使我們能够根据极其一般的情况而表达出未知的应变数。例如，希里米写道：“对于松林來說，仅仅根据生长和自疏之間的关系的 存在这一事实，而不管这种关系的性质如何，就可以推导出有趣的数量规律性”(第 177 頁)。在这里，基本的值是树群高度  $h$  和树群密度  $\nu$ 。这些值的維數在量度有机体数目时将等于

$$[h] = L$$
$$[\nu] = L^{-2}$$

該作者认为，对于任何树群來說，从某一年齡开始，树木高度基本上决定于树群密度。因此， $h = f(\nu)$ ，其中  $f(\nu)$  是有待求出的未知函数。运用普通的維數理論方法，我們获得

$$h = \frac{q}{\sqrt{\nu}}$$

其中  $q$  是无維参数。

从这个公式出发,該作者根据树群在幼龄时的状态,預測它在一百年后的生长高度。但是为了这一点,他先确定  $q$  的值。他利用  $h_0$  和  $v_0$  这些初值,求出  $q$  的值;这些初值代表年龄大約为 30 岁(从这个年龄起,松林的生长基本上决定于它的密度)的树群的高度和密度。由此得出,  $q = h_0 \sqrt{v_0}$ 。該作者举出了按照 A. P. 瓦尔加斯-德-贝德马尔(Варгас де Бедемар)为彼得堡省編制的松林生长进程表而利用上述公式的例子。从这个表中,他取得了树群地位級、树群高度和密度之間的下列相互关系:

地位級	$h_0$	$v_0$
I	10.7	3432
II	9.1	4035
III	7.6	4611

由此得出,对于每一地位級來說,参数  $q$  将等于:

地位級	$q$
I	627
II	578
III	516

根据这一点,我們能够利用先算出的密度預測值  $v$ ,来求出高度  $h$ 。这些計算的結果以及把預測树群高度和实际資料进行的比較,表明它們是相当符合的,而且对于地位級 I 來說,誤差不超过 10%。仅仅对于地位級 III 來說,誤差才达到 18.4%。Г. Ф. 希里米警告,运用維數論方法的結果,必須把它們同直接試驗和觀察的資料进行比較,来加以驗証,如果沒有做到这一点,則这些結果不能认为是相当可靠的。

在希里米的著作中,我們看到把数学运用于树群动态研究的一次值得注意的嘗試。在这一点,希里米的著作在原則上不同于很多外国科学家的著作。在外国,主要在英国和美国,植物群落的数学规律的探索受到了很大的注意,但这些探索基本上限于群落的静态,而沒有涉及它們的动态。不久以前,格里格-史密斯 (Greig-Smith, 1957) 发表了英美学派地植物学家所运用的数学方法的最新报导。群落內部的各个植物种的各个体的均匀分布和不均匀分布的問題,在这本《数学地植物学》中几乎占了中心的地位。在研究这个問題时,引用了各种不同的数学规律: 普阿松級数, 二項級数, 等等。但是,这一切都是在静态中、而不是在动态中进行研究,因而,不但对于实践目的、而且对于科学理論的发展,都是无甚益处或完全无益的。

## 第八节 野外地植物学調查資料的整理

上面已經指出,地植物学家在其研究的最初步驟起,就开始从事綜合,得出了基本群落型和与它有联系的规律的概念。可是,为了进行較全面和深刻的綜合,这些一般的印象是不够的;必須利用在客观分析时的資料,就是說,利用样地、記名点數样方和剖面線的資料。

为了編写某一群落型(无论是成型群落或短期群落)的詳細特征描述,仅仅描述一个样地是不够的,必須有大量的这种描述。例如,如果是在較小的地区(例如一个自然区或行政区)范围内研究某一群落型,那末,至少必須有三个样地描述。然而,如果研究的区域很大,那末,每一群落型中应当建立較多的样地。至于剖面綫,情况也是一样:为了查明植被和地形的有规律联系,一条剖面綫是不够的,必須有几条剖面綫;我們希望获得越完全的結論,剖面綫就应当越多。

### 一、恒有種和群落最小面积的概念

在自然界中,每一个群丛都是以大量的地段或个别群落的形式出现,这些地段或群落彼此相似,但在空間中星散分布。这些个别群落(即布瑙-布朗喀的所謂群丛个体)的相似性,虽然是显著的,但它們之間不是完全等同的。因此,在某一群丛的各个植物种中間,有一些种出现在群丛的一切地段上,而有一些种則仅仅出现在一部分的地段上。裘-利耶把在某一群丛一切地段的 90—100% 地段上出现的种,叫做恒有種。裘-利耶把任何群丛的一切种分为 10 个恒有度等級,就象上面在談到頻度时所指出的那样。Ⅹ 級的恒有種出现在被調查的一切地段的 90—100% 地段上(更正确地說,91—100% 地段上),Ⅸ 級出现在 80—90% 地段上(更正确地說,81—90% 地段上),等等。总之,如果說,种的頻度是說明該种在群丛一个地段范围內的分布,那末,恒有度是說明它在很多地段范围內的分布。

在确定恒有度时,通常不利用大面积的样地,而是在群丛的每一地段的范围内建立一个不大的样方。同时,曾經查明,很多种的恒有度在这些样方的面积增大时开始增加,但后来,在样方面积繼續增大时,則保持不变。由此可见,当样方面积增大到一定的范围,等級高的恒有種的数目也将增加。例如,如果說,在建立 200 个面积各为 0.5 平方米的样方时,Ⅹ 級和Ⅸ 級的恒有種的数目总共等于 2,那末,在建立 100 个面积各为 1 平方米的样方时,恒有種数目将增加,譬如說,增加到 3,而在建立 50 个面积各为 2 平方米的样方时,則增加到 5。但是后来无论每一样方的面积怎样增加(一切样方的总面积要保持不变),恒有種的数目已經不再增加。这意味着什么呢?

这意味着,在我們的例子中,面积各小于 2 平方米的那些样方,不能显示該群丛的种类組成的一切典型特点。但是从 2 平方米开始或更大,这些特点已經充分表现出来。由此可见,Ⅹ 級和Ⅸ 級的恒有種的真正数目在这个例子中等于 5。能包括一切恒有種的样方最小面积,按照裘-利耶的叫法,叫做群丛最小面积。在我們的例子中,最小面积等于 2 平方米。裘-利耶及其乌普薩拉地植物学学派的同事們,計算了瑞典很多群丛的最小面积;最小面积在大多数情形下等于 2—4 平方米;对于矮灌丛和地衣植丛來說是 1 平方米,而对于种类丰富的草甸和“草甸森林”來說是 16 平方米。知道最小面积,对于在研究某些群落型和层片时确定样方的必要面积,具有某些意义。样方应当不小于最小面积。

确定最小面积的技术是以上面所說的为根据:在任何一个群落型中,先建立大量的(100 个以上)較小的样方,并在每一样方中編制完整的植物名录。然后,把每一样

方的面积增大一倍，而样方的数目则相应地减少一半，并重新编制完整的植物名录。这样继续进行若干次，最后就找到了一种样方面积，在它继续增大时，X 级（或 X 级和 IX 级一起）的恒有种的数目已经不再增加。这个面积就是群丛最小面积。群丛的每一个种的恒有度，可以用百分率来表示，情况与频度完全一样。恒有度用字母 K 来代表。把群丛的一切种分配于各个恒有度等级，就可以绘出恒有度曲线，正象上述的频度曲线那样。

## 二、群丛表现面积和群丛片段

J. Г. 拉孟斯基提出表现面积的概念来代替最小面积；所谓表现面积，是指某一群落的一切重要特点在其上能充分表现出来的那一最小面积。B. H. 苏卡乔夫也接受表现面积的概念来代替最小面积。

毫无疑问的，确定表现面积比确定最小面积重要得多，因为后者仅仅以恒有种为根据，而前者则考虑到群落的一切特征。

从小群聚学说的观点出发，表现面积将是某一群丛所固有的一切小群聚型都在其上出现的那一最小面积。雅罗申科（Ярошенко, 1931）曾经用这种方法确定了高山荒地群丛 *Alchimilla caucasica* + *Carex tristis* 的表现面积，这个面积是在 1 平方米和 2 平方米之间。森林群丛的表现面积大得多，通常不小于 1,000 平方米，而有时更大。

确定任何群丛的表现面积的方法，是描述很多样方，并把样方面积陆续增大。从某一面积起，样方的继续增大已经不会增加群落的任何新的重要特征了。这个面积就是表现面积。有经验的研究家能够直接用肉眼确定表现面积，而事先不必描述一组又一组的陆续增大的样方。应当认为，群落型越成熟，它的表现面积就越一定（最小面积也是如此）。因此，表现面积和最小面积的概念，基本上对于较为成熟的成型的群落型来说是具有意义的。

每一群丛的表现面积的知识的实际意义，也象群丛最小面积的知识的实际意义一样；样地应当不小于表现面积。可是，上面已经指出，表现面积是对群落的较全面研究的结果，而最小面积仅仅根据一个特征来确定。

有时，群丛地段的面积在其自然边界内非常小，以致可能小于表现面积。这样的小块地段，不能充分表现该群丛所固有的一切典型特征，叫做群丛片段。

群丛片段可能是由一个小群聚或几个小群聚构成的，但没有包含该群丛所固有的一切小群聚型。

## 三、相同度系数

两个样方共有的种数，用占这两个样方上的全部种数的百分率来表示，叫做相同度系数。例如，如果一个样方上有 25 个种，而另一样方上有 32 个种，其中 15 个种既出现在第一样方上，又出现在第二样方上，那么，相同度系数等于

$$\frac{15 \times 100}{25 + 32 - 15} = 35.7\%$$

相同度系数(coefficient of community)的概念是瑞士科学家札卡尔(Jaccard, 1912)首先提出的。他认为,如果两个样方建立在一个群落中或一个群丛的各个群落中,那末,这两个样方的相同度系数必然等于100%。可是,格里格-史密斯(Greig-Smith, 1957)正确地指出,这样的結論需要修正。例如,如果这些样方面积不同,那末,可以期望,較大的样方上有一个或几个稀见种是較小样方上所沒有的,这时,这两个样方的相同度系数将小于100%。但是,甚至如果两个样方具有同样的面积而且建立在属于一个群落的一个样地的范围内,那末,在这种情形下,这两个样方的种类組成由于某些植物种的不均匀分布,也可能不是等同的。相同度系数的值在这种情形下将小于100%,而且将决定于种数和个体数之間的关系(后一点是必須特別強調指出的)。

格里格-史密斯引述英国科学家威廉斯(Williams, 1947, 1949)的意见,威廉斯把菲舍尔对數級数运用于上述的关系,并用这种方法計算出所期望的相同度系数,而后者則决定于种数、每一种个体数和样方面积。

如果  $n$  表示在一个样方上以仅仅一个植株出现的种的数目,那末,对數級数将是

$$n, \frac{n}{2}x, \frac{n}{3}x^2, \frac{n}{4}x^3, \dots$$

其中第二項是有两个个体的种的数目,第三項是有三个个体,等等,而  $x$  是一个常数,决定于样方面积。菲舍尔断定,  $\frac{n}{x}$  是群落常数,而不管样方面积多大;威廉斯根据这个論断,把这个常数叫做相异性指数(index of diversity),并用  $\alpha$  来表示。 $\alpha$  的值大,說明每一个种的个体数目較少,就是說,种数較多。相反地,  $\alpha$  的值小,說明每一个种的个体数目較多。把指数  $\alpha$  代入,可以把級数改写如下:

$$\alpha x, \alpha \frac{x^2}{2}, \alpha \frac{x^3}{3}, \alpha \frac{x^4}{4}, \dots$$

此后,如果用  $N$  来表示每一样方上的个体数目,而用  $S$  来表示种数,那末,我們就获得

$$S = \alpha \log_e \left( 1 + \frac{N}{\alpha} \right)$$

其中  $e$  是自然对数的底。威廉斯认为,  $N$  通常大于  $\alpha$ ,所以把这个公式簡化为

$$S = \alpha \log_e \left( \frac{N}{\alpha} \right)$$

由于辨认植物个别个体常常不是容易的事,何况在稠密群落中更加不容易,因此,在进行上述計算时发生了困难。但是,威廉斯解决了这种困难;他假定,在同样的群落型中,单位面积上的个体总数是一个常数。因此,他认为可以用样方面积来代替个体数目。接受了这一点,我們假定在一个群落中有两个样方,面积为  $A$  和  $B$ ,其中的种数为  $a$  和  $b$ 。用  $T$  来表示这两个样方所共有的种数\*,而用  $I$  来表示单位面积上

\* Яроменко 这里引述錯誤。据 Greig-Smith (1957)原文第 124 页,  $T$  表示两个样方的总种数,两个样方的种数的和减去  $T$  ( $a+b-T$ ) 才是期望的共有种数。——譯者注

的个体平均数。这样一来，

$$T = \alpha \log_e \left[ \frac{I(A+B)}{\alpha} \right]$$

此外，

$$a = \alpha \log_e \left( \frac{IA}{\alpha} \right)$$

而  $T - a = \alpha \log_e \left[ \frac{I(A+B)}{\alpha} \right] - \alpha \log_e \left( \frac{IA}{\alpha} \right) = \alpha \log_e \left( \frac{A+B}{A} \right)$ 。

同样，  $T - b = \alpha \log_e \left( \frac{A+B}{B} \right)$

从这些方程式，如果知道  $A$ ,  $B$ ,  $a$ ,  $b$  的值，就可以計算  $T$  和  $\alpha$ 。这时， $T$  的值不只是这两个被比較的样方所共有的种数，而是反映共有种数并加上針對样方相对面积的一个矫正数的数字。从这两个样方上的种数的和中减去  $T$  的值，我們获得的不是这两个样方上的种的实际数字，而是它們的比較数字，这个数字不但反映种的实际数目，而且反映針對样方相对面积的一个矫正数。如果我們现在从种的这个比較数字計算共有种的百分率，那末，这将等于相同度系数，但不是札卡尔相同度系数，而是反映样方不同面积的一个更精确的相同度系数。

格里格-史密斯举出了威廉斯为下列两个島的植物区系計算出的精确 相同度系数：泽恩西島，24 平方哩的面积上有 804 个种；阿尔德尼島，3 平方哩的面积上有 519 个种，其中 480 个种是这两个島所共有的。用菲舍尔对數級數計算出的值  $T$ ，等于 820，而被比較的种数是 503。共有种数(480)是 503 的 90.5%，就是說，相同度系数极大。但如果我們运用札卡尔公式，則我們获得

$$\frac{480 \times 100}{804 + 519 - 480} = \frac{480 \times 100}{843} = 56.9\%$$

就是說，获得了小得多的相同度系数，因而歪曲了事物的实际情况。上述的計算表明，在运用札卡尔公式时，必須仅仅是比較面积相同的样方。如果不是这样，則札卡尔方法是不可靠的，这时必須运用威廉斯方法。

相同度系数的知識帮助我們确定两个不同群落的植物区系近亲性或远緣性。可是，要确定这两个群落的亲緣性，仅仅植物区系特征是不够的。因此，应当把上述系数同其他特征进行比較，例如，同两个群落在結構、生境等等方面的相关性或差异进行比較。繪制两个图解，在其中一个图解中，各个群落按照植物区系近亲性的順序排列，而在另一个图解中則按照它們的生态相近性順序排列(以生境研究为根据)；把这两个图解加以比較，可以获得直观的資料。

#### 四、相似度系数

除了相同度系数以外，“相似度系数”也是大家知道的；这个系数是根据所謂斯坦豪斯公式計算的，

$$P = \frac{2 \cdot C}{a + b} \cdot 100$$

其中  $P$  是相似度系数, 以百分率来表示,  $(a+b)$  是两个被比較的样方的一切种的盖度的和,  $C$  是两个样方共有的种的盖度的和。在这种情形下, 盖度直接用布瑙-布朗喀等級制(“多度-优势度”)的数字等級来表示。在现代波兰地植物学中, 把各个被研究的群落按照它們的相似度系数加以归类, 有两种值得注意的图解方法: (1)切卡諾夫斯基(Czekanowski)方法, (2)树枝状(dendrite)图解法。这些方法的內容见图 44, 45, 46。

我們看到, 切卡諾夫斯基方法如下: 在图解的两軸上(横坐标軸和纵坐标軸), 各个群落(更正确地說, 是群落描述号数, 在举出的例子中是从第 1 号到第 33 号)不是直接按照号数順序排列, 而是把那些按照斯坦豪斯公式确定为相似的群落挨在一起排列。然后, 把每两个名录的交叉点上的方格, 按照每一对被比較的群落的相似度系数, 适当地繪上暈綫。用这种方法, 我們获得了一幅暈綫图, 这幅图使我們能够很容易把一切群落按照它們的相似度准确地加以归类, 换句話說, 加以分类。

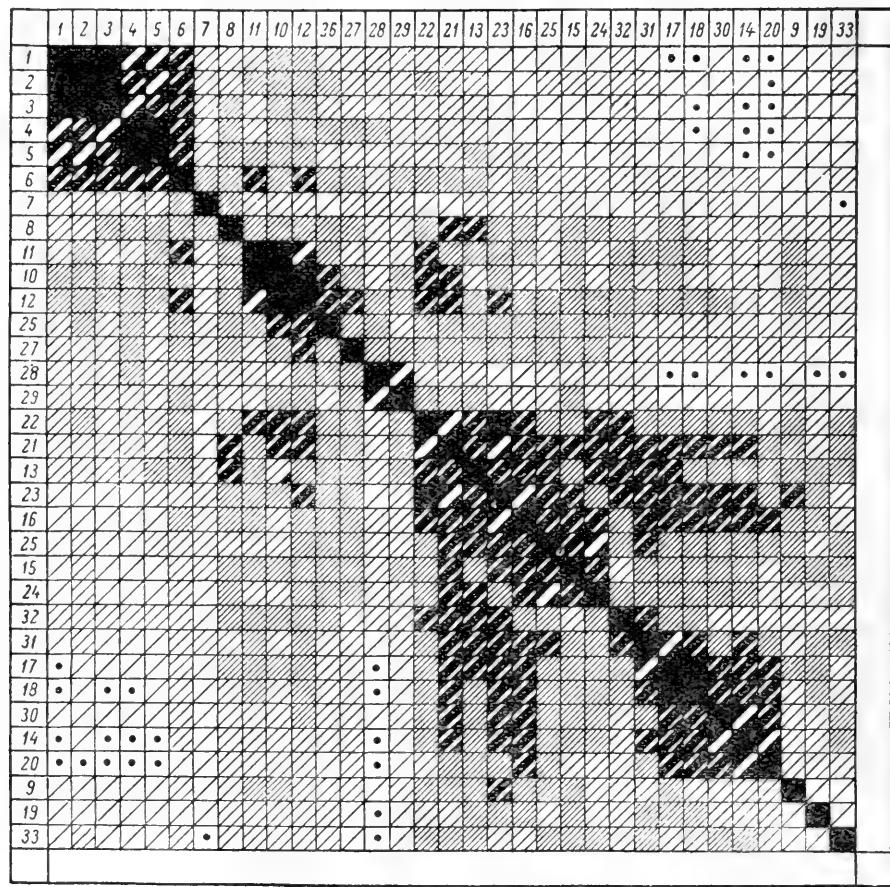


图 44 中欧混交櫟林的 33 个群落的相似度图解(按照切卡諾夫斯基方法繪制)  
(Matuszkiewicz i Polakowska, 1955)

切卡諾夫斯基方法是地植物学家从人类学中借用来的；在人类学中，这种方法按照其首创者的倡议，从1909年起就被人运用。树枝状图解法也是从人类学中借用来的。按照切卡諾夫斯基方法，各个被比较的对象是排列于仅仅由横坐标轴和纵坐标轴构成的图表中；而在树枝状图解法中，则使用一个分枝的图形——在一个平面上被研究的一个多维图案。树枝状图解法是在弗劳茲拉夫市拟定的，成为所谓弗劳茲拉夫系统学的一个要素。我们可以在佛洛列克及其合著者的论文中（Florek等人，1951）找到这种方法的叙述。

马杜什凯维奇和波拉考斯卡（Matuszkiewicz i Polakowska, 1955）以按照斯坦豪斯公式计算出的相似度系数为基础，拟定了波兰櫟树混交林的分类，并用切卡諾夫斯基图解和树枝状图解来表示。我们看到，这些森林可以分为三大类，这一点在两个图解中都非常清楚。第一类包括第1, 2, 3, 4, 5, 6号描述，第二类包括第13, 15, 16, 21, 22, 23, 24, 25号描述，第三类包括第14, 17, 18, 20, 30, 31, 32号描述。其余的描述，必须认为，第一，属于各种非典型的过渡性群落（按照我们的理解，不是成型群落，而是短期群落），第二，属于较少见的很少描述的群落。至于这三类非常显著的相似群落，则它们相当于这些作者在波兰领土上划分的混交櫟林的三个基本群丛。

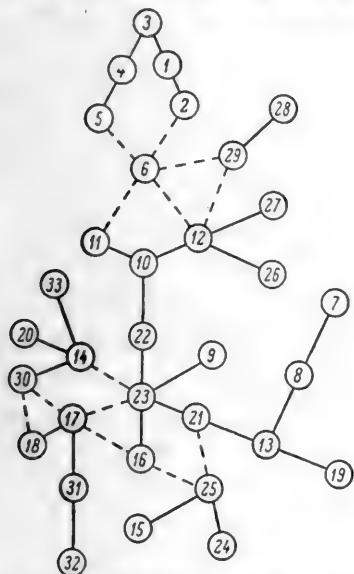


图45 中欧混交櫟林的33个群落的树枝状图解  
(Matuszkiewicz i Polakowska, 1955)

图46 树枝状图解繪制方法 (Florek等人, 1951)

1.正确联接； 2.不正确联接。



树枝状图解繪制方法如下：每一对象都用一点或一个小圆圈来表示，用线段把每一对象同与其最相似的另一对象联接起来。线段的长度与两个对象相似度成反比（在这个例子中，相似度是按照斯坦豪斯公式计算的）。用这种方法，我们先获得几个树枝状图解，其中可能有一些图解仅仅是由一条线段联接着的两点构成的。这些基本树枝状图解叫做一级总体。后来，把各个一级总体联接成二级总体（把每一个一级总体同最近的另一个一级总体联接起来）。换句话说，每一个一级总体都应当同其他的一级总体中的那个可以用尽可能最短的线段加以联接的一级总体联接起来；同时，这条最短的线段的长度当然也是按照同一个公式确定的。用这种方法获得的各个二级总体，后来可以用同样的方法联接成三级总体，依此类推，这一点决定于被分类的对象的数目和特征。最后，我们获得一个总的树枝状图解。从数学上证明，一切线段

总长度最小的那个树枝状图解,是最好的图解。也应当争取繪出这样的图解,才能保证对象的分类最正确地反映实际情况。

柯瓦尔和库兹涅夫斯基(Kowal i Kuzniewski, 1958)认为树枝状图解法是整理个体总体的一切方法中最好的方法。

## 五、种的饱和度

种的饱和度的研究受到很大的注意;所谓种的饱和度,是指某一群落型在单位面积上的种数(不管种类组成如何)。种的饱和度的概念是 B. B. 阿略兴首先提出的,并被他使用于描述各个不同草原类型的特征。在 B. A. 凯勒尔的著作中,也有关于种的饱和度的资料。阿略兴的学生 H. A. 普罗佐罗夫斯基(Прозоровский, 1949),详细研究了中央黑土区域(沃罗涅日州、库尔斯克州、奥尔洛夫州和唐波夫州)的各个草原植物群落中的种的饱和度,并作出结论:从西到东,1 平方米样方的种的饱和度逐渐减少,而从北到南,起初逐渐增多,后来继续往南,又重新逐渐减少。在中央黑土区域的各个草原上,按照普罗佐罗夫斯基的观察,最大的种的饱和度出现在典型黑土和肥黑土发育的地点,以及气候条件也最有利于草原植被生长的地点。库尔斯克附近的草原,特别是斯特列勒茨克草原,就是这样。为了测定种的饱和度,普罗佐罗夫斯基使用 1 平方米的样方,也使用 100 平方米的样方。从这两种样方上获得的资料,一般是彼此符合的。

如果把属于不同植被类型的各个植物群落中的种的饱和度加以比较,那末,可能常常观察到非常大的差异。例如,根据我的观察,在基洛瓦坎(亚美尼亚共和国)近郊的佛利子那状植被的若干变型中,100 平方米样地上的植物种数,平均在 45—60 之间,而在该地区的森林破坏后的草甸上,植物种数只等于 35—40。热带雨林和亚热带雨林具有最大的种的饱和度。

## 六、小群聚描述的整理

小群聚的研究,特别是相对成熟的小群聚型——小群丛——的研究,提供极其直观的材料,使得可以更深刻地理解某些种在群落中的作用。在小群聚中,我们看到那些构成植物群落的种的初级组合;正是在研究小群聚时,才能最好地查明一些现象的原因,例如,为什么种 a 常常与种 b 一起出现,而不与种 c 一起出现,等等。为了这个目的,最好确定某一群丛的每一个种在该群丛的哪些小群聚中较常出现,而在哪些小群聚中较罕出现。要为每一小群聚型至少编制 25—50 个完整的植物名录,然后计算每一个种在每一小群聚型中的恒有度百分率,并用下列的方法为每一个种绘制一个图解:把恒有度百分率标在纵坐标轴上,而把该群丛的一切小群聚型标在横坐标轴上的彼此相隔一定(暂定)的距离处(图 47)。用这种方法为该群丛的每一个种而绘制的各个小群落学共轭性图解,使我们能够加以比较,并按照这些图解的相似性加以归类。我在研究阿塞拜疆的亚高山草甸和高山草原的各个小群丛时,曾经运用这种方法。属于同一生活型或相近生活型的一切种,都有相似的图解。例如,在以 *Alchis*

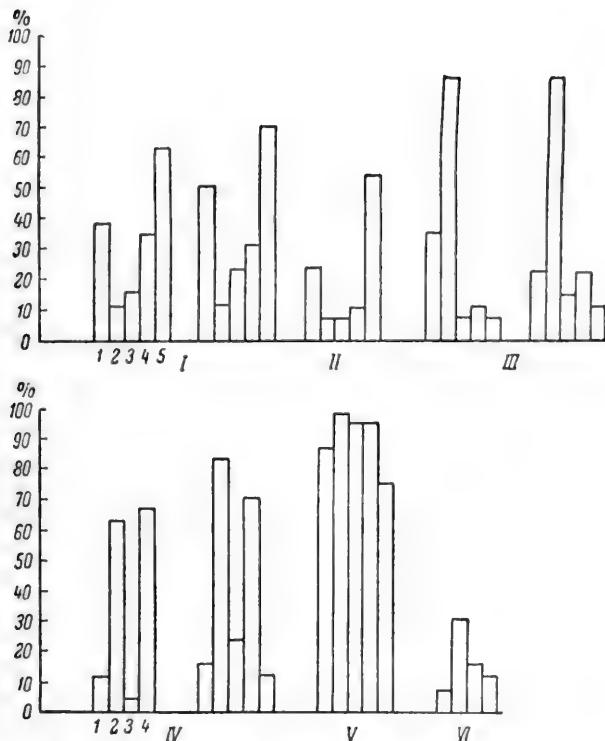


图47 高山带内(阿塞拜疆共和国)的Cariceto-Alchimillaetum群丛的某些种的小群落学共轭性图解(引自 Ярошенко, 1931)

I. *Androsace chamaejasme*, *Primula algida*; II. *Campanula tridentata*; III. *Avena versicolor*, *Poa alpina*; IV. *Bromus variegatus*, *Koeleria caucasica* var. *denudata*; V. *Festuca ovina*; VI. *Luzula multiflora* ssp. *pseudosudetica*。

小群丛: 1. 双子叶杂类草小群丛; 2. 莎草禾草小群丛; 3. 苔草苔草小群丛; 4. 斗蓬草小群丛; 5. 蕺草地衣小群丛。

*milla caucasica* 和 *Carex tristis* 占优势的高山薰原群丛中, *Androsace chamaejasme* 和 *Primula algida* (矮生莲座状多年生植物) 具有相似的图解; 而 *Campanula tridentata* (矮生莲座状多年生植物, 但具有铺地网状生长的某种倾向) 的图解, 也接近于上述的图解。 *Avena versicolor* 和 *Poa alpina* (高山疏丛禾本科植物) 具有第三种图解, *Bromus variegatus* 和 *Koeleria caucasica* var. *denudata* (高山亚高山疏丛禾本科植物) 具有第四种图解, *Festuca ovina* 具有第五种图解, *Luzula multiflora* ssp. *pseudosudetica* 具有第六种图解, 等等。

这里举出的极典型的图解表明, 这样的小群落学方法可以成功地运用(在有较为成熟的小群聚的情形下)于把一个群丛的各种植物按照生活型的较小单位进行分类。

小群聚研究的材料也可以用其他的方法来整理, 即类似于上述整理群落研究材料的方法: 可以计算相同度系数、相似度系数, 绘制各个种在某一小群丛中的恒有度曲线。

这一切都属于小群聚种类組成规律性的研究。研究这些规律性时，必須同某一小群丛的环境条件联系起来：小地形，土壤特征，雕落物（残落物），土壤微生物区系組成，等等。

小群聚的研究是地植物学的一个特殊的章节。这里应解决的最初几个問題之一，是查明各个种在小群聚中的选择过程所遵循的原則。这些种是否生态相近的，或者相反地，它們在生态特点上彼此补充，宁愿根据“异极相吸”原則而一起生长？这个问题也可以同样地适用于中群聚（群落），但只要研究了小群聚作为較小的初級組合，就較容易找到这个问题的解答。

至于层，则显然的，各个层在一个群落中是生态上或多或少不同的。但是，同一层的各个种之間有否显著生态差异呢，这些种是否在生态上彼此补充呢？关于这个问题，科学家們的意见是分歧的。B. H. 苏卡乔夫倾向于认为一个层的范围內的各个种是在生态上不同的。可是，H. Я. 卡茨（Кац, 1943）提出不同的观点。按照他的意见，被选入层中的各个种是在生态上相似的，这一点可以用某些森林群丛的小灌木草本层的組成的例子來說明。

毫无疑问，同一层的各个种在生态上永远是在某种程度上相近的。但是，較精确的研究也可能发现它們之間在这一方面的差异。在研究小群聚和层片时，可以最好地查明这样的生态差异。

## 七、植物群落的季节性动态的描述

研究某一群落的各个不同种的物候期的动态的材料，可以进行整理，并繪成所謂物候譜。物候譜繪制的方法可以是不同的。加姆斯物候譜，或者按照他本人的叫法，物候生态譜，是較粗放的。这种譜的編制原則见图 48, A。图形的加宽說明营养发育，繼續加宽說明开始开花。图形的最宽处相当于开花期，此后，图形重新縮窄，相当于落花和結籽。图形的最大宽度，与种在其盛花期內的多度成比例。

在謝尼闊夫物候譜中（图 48, B），每一个种的全部物候期是一个很长的长方形，这个长方形的总高度与該种在該群落中的頻度成比例。一些斜綫把长方形分为若干段，每一段表示一个物候期，着上一种特殊的顏色，或者繪上特殊的暈綫。如果我們在每一期內用一条垂直綫截过长方形，则可以根据各段的高度来判断該种的个体处于每一物候期內的頻度。此外，每一段的长度与該段所表示的那一物候期的长短成比例。

加姆斯物候譜的缺点，主要在于这种物候譜不能提供关于在群落生活的每一时刻内各个不同物候期的数量关系的概念。謝尼闊夫物候譜填补了这个缺陷，但它仍然不能提供关于每一个种的数量作用的季节性变化的概念。从这种观点看来，布瑙-布朗喀（Braun-Blanquet, 1951）为含有 *Quercus coccifera* 的地中海加里哥宇群落繪制的物候譜，是值得注意的。在作者叫做周期性图解的这个譜中，完全沒有指出物候期，但每一譜带的宽度的变化，相当于每一种的植物物质数量的季节性动态。

M. C. 沙雷特（Шалыт, 1946）把謝尼闊夫物候譜和布瑙-布朗喀物候譜合并起

来,提出一个較完善的物候譜类型(图 48, B)。在沙雷特物候譜中,譜帶的寬度隨着每一个种的重量或蓋度的动态而改变,但譜帶本身不是一种顏色,在譜帶中繪上各个物候期的图例(象謝尼闊夫物候譜那样)。沙雷特完全正确地指出,这样的方法使得物候譜无论对于理論結論和对于單純經濟的結論來說都較有价值,因为我們能够在

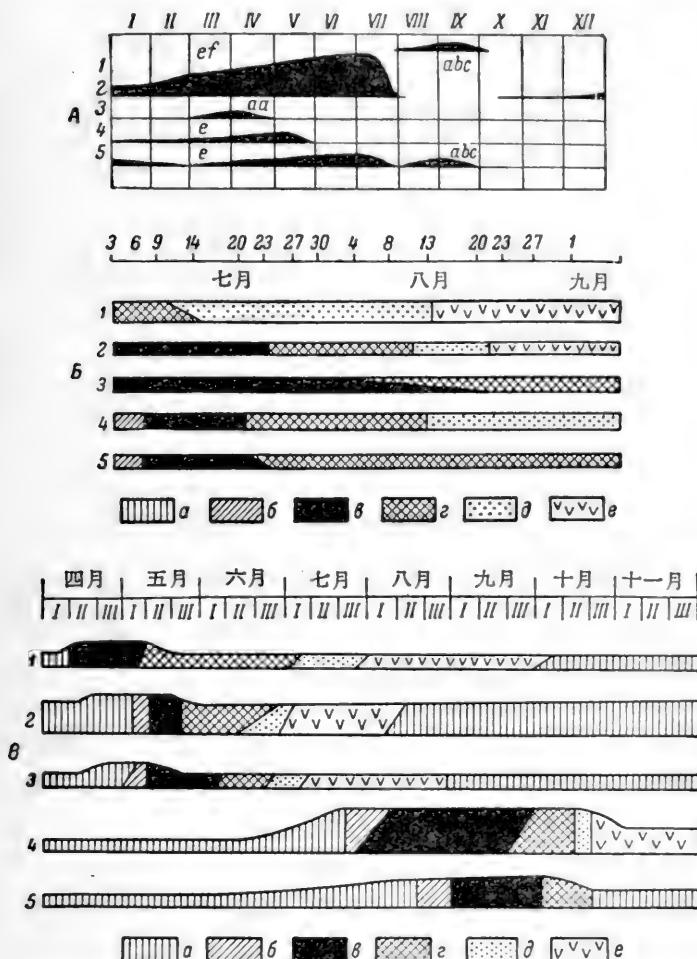


图 48 各种不同类型的植物物候譜

A. 加姆斯物候譜的一部分 (Gams, 1918), 瓦里斯的黑麦田地, 譜帶的最寬处, 相当于种在开花期內的多度。1. *Setaria viridis*; 2. *Secale cereale*; 3. *Gagea arvensis*; 4. *Muscari comosum*; 5. *Viola arvensis*。

B. 謝尼闊夫物候譜的一部分 (Шеиников, 1927), 伏尔加河中部的草甸。譜帶的宽度相当于种的分布程度。a. 营养状态; b. 花蕾期; c. 开花期; d. 成熟期; e. 結籽期; f. 死亡。1. *Alopecurus pratensis*; 2. *Stellaria graminea*; 3. *Dianthus seguieri*; 4. *Bromus inermis*; 5. *Galium rubioides*。

C. 沙雷特物候譜的一部分 (Шал'ят, 1946), 阿斯坎尼亞諾瓦的針茅羊茅草原。a. 营养状态; b. 花蕾期; c. 开花期; d. 果实成熟期; e. 結籽期; f. 死亡。1. *Iris pumila*; 2. *Festuca sultata*; 3. *Carduus uncinatus*; 4. *Galatella villosa*; 5. *Artemisia austriaca*。

每一特定的时刻根据物候譜来确定，哪些种在那里占优势，而它們处于哪一物候期內。可是，应当认为，种的参加度及其季节性动态不一定要根据重量或盖度面积来計算；在較粗放的研究时，可以直接計算种的多度的季节性变化，按照德魯特方法来評定多度，并在物候譜中用每一个种的譜帶的相应宽度来表示多度某一等級。

И. Г. 謝列布里亞科夫(Серебряков, 1947)建議采用一种物候譜，更加詳細观测各个物候期。例如，他不是观测一个总的营养期，而是分別观测：(甲)芽鱗原基的形成，(乙)綠叶的形成，(丙)花序和花的原基的形成(在芽内部)。此外，在物候譜上，用一些曲綫来表示每一植物种的叶的总表面的动态。各个物候期用一些符号来表示，这些符号一部分是独創的，一部分是采用 B. B. 阿略兴的。某一个种在群落中的数量作用，在这里沒有观测。可以同意 И. Н. 贝德曼(1954 6)的下列意见：И. Г. 謝列布里亞科夫的处理方法是值得注意的。可是，应当把这种处理方法同 M. C. 沙雷特或 A. II. 謝尼闊夫編制物候譜的原則結合起来，以便同时反映各个不同的种在群落全結中的相对参加度。

上面已經指出，植物群落的季节性节律是一个极重要的特征，这种特征連同其他的結構特点以及生态特点和植物区系发生特点，可以作为植物群落的演化分类法的基础。

## 八、植物群落局部演替的观察

这样的观察主要采用两种方法：(1)研究各个植物群落在空間上分布的规律，这些规律也常常反映各个植物群落在时间上的演替，(2)直接观察在时间上的各种变化。在植物群落的一个空間系列的一端，是刚刚开始为植物所定居的“幼年”生境，而在另一端則是“成熟”生境；在研究这样的空間系列时，上述第一种方法特別可以采用。从幼年生境向較成熟的生境行进，例如，从新的河流冲积物向河成阶地行进，我們观察到植物群落的空間演替，这种演替大体重复它們在时间上的演替。这是因为

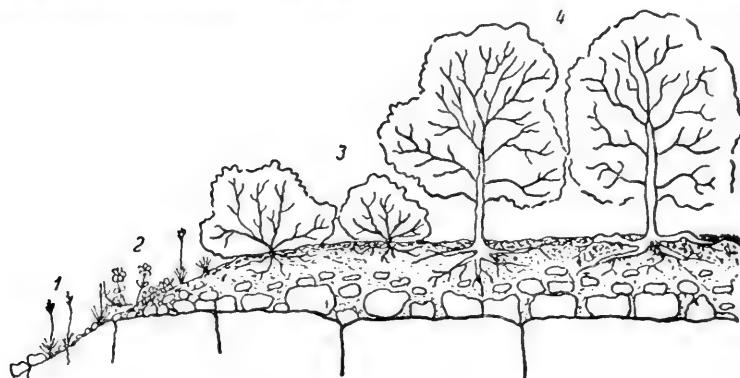


图49 布拉格附近的北向和西向的石灰质坡地上的植物群落顺序性模式图  
(引自 Klika, 1955)

1. 含有 *Sesleria calcarea* 的最初阶段；2. *Sesleria calcarea*—*Helianthemum canum*；3. 灌丛；4. 鹅耳櫟櫟林(*Querceto*—*Carpinetum*)。

河旁群落的整个系列的形成是由于河床逐渐移开(离开阶地)而引起的,結果,每一条地帶在这里都順序通过从新河流冲积物到旧阶地的一切阶段。因此,离河越远,植被发育就越向前推进(图 49)。

空间分布和时间演替的这种符合,也可以在幼年生境向成熟生境逐渐过渡的其他情形下观察到。例如,如果我们在咸海里海低地的荒漠带内从海滨向内陆行进,那末,我们将先看到盐土,或砂地,或沼泽。这三种类型的生境是幼年的,因为每一种生境都是海退过程第一阶段的一个变型。离海滨越远,第一阶段就过渡成次一阶段;盐土过渡成弱盐渍土壤;疏松的流动的砂地过渡成坚实的固定的开始出现腐殖质形成过程的砂质土;沼泽过渡成潮湿的、但已经无显著沼泽化的沼泽草甸土。离海滨更远,这一切阶段就过渡成成型群落,通常是过渡成猪毛菜荒漠。

空间演替和时间演替的符合也可以在山区内观察到。例如,如果在高位山地区域内从没有植物的陡坡石质麓积物向草甸地段行进,那末,就常常可以观察到陡坡麓积物为植物所定居的过程(与土壤形成过程同时进行)的一切阶段:石块逐渐变小,变成细土,在这样的细土中,离开陡坡麓积物越远,腐殖质含量就越多,最后,就出现具有非常发育的山地草甸土的草甸。

可是,空间演替和时间演替的这种符合,并不是永远存在的。在河谷中,这种符合常常由于河水氾滥的影响而受到破坏;而在山区内,除了陡坡麓积物固定过程和土壤形成过程以外,也常常发生相反的侵蚀过程,这些侵蚀过程也破坏上述的符合。还有这样的情形,即陡坡麓积物固定过程和后来的侵蚀过程一起发生,以致有时可以在同一地段上同时看到这两种过程的痕迹。为了解释这一切复杂的交織和查明山区内的植被演替的景象,必须善于观察和觉察这一切重要的因素,并需要有銳利的洞察力。可以建議初学地植物学的人先在較简单的情形下进行实习:在河旁地帶,在海岸,在逐渐干涸的沼泽外围等等,然后再研究山地区域內的較复杂現象。

空间演替和时间演替的符合的上述各种例子,主要属于順序演替。一般說来,研究这类演替比研究突然演替和人为演替較为容易。为了查明突然演替和人为演替,仅仅研究群落的空间演替是不够的,必须詳細研究彼此接邻的每一群落中的更新过程,研究某些“建群种”的生活强度,等等。还必须认真研究生境,以便发现生境在时间上的变化,而这些变化不仅是直接由于植物群落生活活动所引起的。应当注意整个地域气候多年来的变化的資料,注意档案材料,这些材料将帮助我們恢复过去植被的完整景象,等等。

在轉而討論直接观察各种局部演替的方法时,我們将首先指出,这样的观察应当在定位研究的情形下进行。先划出地段,然后或者一年又一年地对该地段全部植被进行一般描述,或者为了更詳細研究,在该地段上建立某种面积的永久样地,并在这些样地上对植物群落的各种不同特征进行定期的、每旬或每月的观测。在进行这样的观测时,与路线調查时不同,建議尽可能采用客观評定的方法。

在对植物群落的逐年变化进行比較研究时,每年在同一个日子繪制样地的图,并在图上准确标明个别植株和植物群的分布——这样将提供明显的結果。在小群聚表

现得很显著的那些类型中,小群聚可以直接作为这种制图的单位。

在进行局部演替的定位研究时,种子更新和营养更新的观察可能提供宝贵的材料。现在,已经拟定了不但在森林中、而且在草本群落中研究更新现象的方法。从事这些问题的 И. Д. 波格丹諾夫斯卡亚-吉因涅甫、T. A. 拉波特諾夫和某些其他科学家,提供了详细的方法指示。波格丹諾夫斯卡亚-吉因涅甫(Вогдановская-Гиенеф, 1926)建议在研究草甸群落中的种子更新时,注意下列几项:(1)该群落的各个种的种子成熟时间和结实能力(如果不是每一个种,则观察主要的种);(2)种子发芽率和种子萌发条件;(3)土壤中的种子数量;(4)单位面积的幼苗数量;(5)幼苗的种类组成;(6)外来植物种的幼苗数量;(7)萌发的物候:某一种的最初一批幼苗出现的时间,幼苗大量出现的时间,子叶脱落的时间,第一片幼叶出现的时间,第一片成型叶出现的时间;(8)幼苗和幼株的发育进程;(9)幼苗和幼株后来的情况——存活百分率;(10)有利于和不利于种子更新的条件。

此外,应当补充说一句,营养更新的研究也具有同等重要的意义,这种更新在草本群落中有时比种子更新占显著优势。

更新过程是季节性变化、分年变化和局部演替之间的联系环节,这些过程说明群落动态的很多规律,使我们更加接近于理解各种局部演替(顺序演替、突然演替和人为演替)的直接原因。

在某些情形下,某一地段植被的季节性变化的一般特征的研究,提供了那些过去引起植被形成的局部演替和甚至一般演替的概念;还不止这样,某一群聚的现代季节性变化的研究,有时也能够帮助预测那些将来可能发生的演替。例如,在利沃夫近郊, E. И. 施萧娃(Шишова, 1952)描述了正在发生非常剧烈季节性变化的沼泽化草甸。在早春当土壤充满水分的时候,苔草和沼泽杂类草在草群中占优势。接近6月,当土壤非常干燥的时候,优势转移到中生的草甸禾本科植物。这些变化多么重要,以致甚至可以提到群丛的季节性演替,就像 T. A. 拉波特諾夫(Работнов, 1955)提到群丛的分年演替那样。此外,这些季节性变化使我们能够预测:例如,由于在这样的地点建立排水网,中生阶段将移到春季,而夏季可能出现较干燥的草甸阶段,在这一阶段中,草甸草原种可能占一定的地位。显然,为了防止过度旱生化,最好不是仅仅建立排水网,而是建立所谓双边排水灌溉网。在乌克兰和白俄罗斯的西部地区内利用波列谢沼泽化土地时,这项措施现在受到普遍采用。

在沿海边区(苏联远东区南部)的汉卡湖沿岸平原上,在所谓杂类草野古草群落和与它接近的群落中,观察到剧烈的季节性变化。在夏季初期和中期,当雨水很多的时候,这些群落呈现草甸或甚至沼泽化草甸的外貌。在夏季末期和秋季,当雨水较少的时候,这些群落呈现特殊的草原特征。研究表明,杂类草野古草草原常常出现在含有拂子茅(*Calamagrostis angustifolia* 和 *C. langsdorffii*)和苔草的逐渐自然干涸的湿草甸和沼泽化草甸的地点。这样的演替发生得越早,沼泽草甸阶段的时间就越长。此外,沼泽草甸阶段的长度也决定于每年的潮湿条件。因此,为了正确认识季节性变化的进程,必须至少拥有两年的资料:较潮湿的一年和较干旱的一年,而最好

是拥有更多年的資料。

无论在进行局部演替的定位研究,以及特别是在进行路线研究时,必须注意到,人类经济活动的影响不但表现在人为演替,而且也表现在其他类型的演替(固然,表现的程度较小)。必须善于把每一植物群落的各个基本的植物种同那些在人类影响下提高作用的植物种区别开来,或者同那些纯粹由于人类的影响才在该群落中出现的植物种区别开来。必须考虑到人类对植物群落结构、对土壤形成过程、对周围植被的影响。

## 九、有关植物群落的历史和演化的結論

植物群落的一般演替(长期演替)的研究,可以用各种不同的间接方法来进行(民族历史資料、地名等等),也可以用直接的方法来进行:古植物学方法,孢子花粉方法,残遗种方法。这一切方法都已經在上面說过了。至于属于地植物学中的最复杂的綜合研究工作的植物群落演化的研究,则应当搜集尽可能大量的极其多种多样的資料,才能实现这项研究。同时,必须对被研究的植被类型进行生态学的和结构发生学的分析,也必须极其詳細地查明这些植被类型的植物区系发生学联系。在这里,地植物学同植物地理学(指其广义)以及植物分类学保持着极其密切的接触。

編制各个植被型和較小的群落学单位的演化分类法,是上述綜合研究的任务之一。

## 第九节 地植物学制图和区划

編制被研究地区的植物群落分布图或地植物学图,是地植物学研究的一个重要环节。野外記錄是这种图的基本材料,这些記錄通常是地植物学家在描述样地、剖面线等的同时記下的。在野外記錄簿中,研究人員应当記下他在調查路线上所遇到的一切植被变化。此外,地植物学剖面线图以及各种土地规划測量和森林經理測量的材料,也可以作为地植物学图的材料。

在大比例尺的植被制图时,不但必须根据剖面线描述来繪图,而且必须直接在当地进行全面的地物图測量,并走遍在图上繪出的每一地物。在这种情形下,如果地植物学家沒有适当比例尺的該地区地形图可供利用,那末,就必须同土地测量人員或地形测量人員一起进行工作。

地物图測量最好同横断线(照准线)測量结合起来,横断线要借助于罗盘和测杆来照准。横断线要对准制图地段的最小宽度的方向;在植被复合性較显著的情形下,每两条相邻的横断线之間的距离,要规定为100—200米(或步数,然后折算成米),而对于較純一的植被來說,则可以增大到500米,甚至(在較少的情形下)增大到1公里。各条横断线要严格平行。

研究人員沿着横断线行进,用步数(然后折算成米)或用卷尺計算距离,同时注视横断线两旁的植被变化。当一个群从为另一个群从所更替的时候,研究人員立刻記下距离,然后描述所经历的群从地段的简单特征,或者仅仅記下群从名称。然后,他

把这一切横断线绘在一张毫米方格纸上，并用内插法把要绘在图上的植被单位填在每两条相邻的横断线之间的空白处。有时可能遇到这样的情形：测量人员沿着横断线行进时，在横断线的右方或左方看到任何群丛的一个斑点，不是在该横断线上，也不是在相邻的横断线上。在这样的情形下，他应当记下该斑点是在横断线的哪一方和它到横断线的距离，并记下该斑点的大致面积，以便后来把它绘在图上。

由于地植物学图的比例尺不同，在图上绘出的植被单位有时较大，有时较小。同时，当地的地形也具有意义，在地形强烈发展的山地区域内，甚至在比例尺相当大的图上，通常也不宜绘上较小的单位——群丛，这时应当把群丛组或群系当作起碼的单位。此外，在山区内，植被的复合性或镶嵌性有时表现得非常强烈，以致常常必须把整个复合体作为单位。在平原条件下，地植物学图的测绘较为容易。

在某些情形下，可以用较大得多的比例尺绘出一幅某些最典型地段的图，作为整个地区的较小比例尺图的补充。这就是所谓索引图法。在这种情形下，选择作为这种索引图的地段，应当尽可能反映制图地区在地貌、土壤和植被方面的全部多样性。例如，如果要在河谷中选择一块索引地段，那末，它应当包括河漫滩的一切地带，而如果索引地段较大，则应当包括一切阶地以及一部分分水岭。如果索引图的任务是提供各个植物群聚的分布和小地形的关系的概念，那末，这样的索引图可以是很小的。1平方米的样方，如果其上绘出个别植株或植物群的分布，也可以作为特殊的索引图（在实践上常常这样，特别是在研究草原植被、半荒漠植被和荒漠植被时，更是如此）。

在非常复杂的群落复合体的制图时，可采用直线调查法。这种方法的内容如下：用几条直线横过该复合体，这些直线最好相互垂直，一般说来，是沿着彼此不平行的不同方向。这些直线的多少决定于图的比例尺和复合体的复杂程度。在每一条这样的直线上，量出位于各个群丛的斑点上的线段，然后计算这些斑点的总面积的百分率。

大复合体的制图也可以用航空测量的方法进行，特别是空中照象测量的方法进行，这种方法在大片森林和大片半荒漠和荒漠的制图时应用得特别普遍。

航空测量运用于地植物学制图的目的，在苏联是在二十年代就开始了，现在仍然普遍采用，特别是同普通的地面测量配合起来。

有时，在编制地植物学略图时，也采用汽车测量。И. А. 察岑金在研究戈壁荒漠、萨尔平群湖低地和某些其他地区时，特别详细地拟定了这种方法。在汽车走过的路线上，地植物学家在每次发现植被变化时，就记下里程表的读数，并简略地描述地形以及土壤和植被的外部特征。偶而也使汽车停下来，进行较详细的描述。在完成这种路线网的测量之后，就开始编制地植物学图。

应当把“现状植被”图同“复原植被”图区别开来。在现状植被图上，绘上植被的现在的实际分布。至于复原植被图，则在其上绘上没有由于经济活动而改变的过去植被分布。现状植被图是复原过去植被分布的基础。农业前的原始植被是根据下列材料而复原的：(1)在栽培地段和一般由于经济活动而显著改变的地段之间残存的小块原始植被；(2)生荒地和农垦地的土壤的比较；(3)地形特征；(4)个别地名(有时指

出該地过去植被); (5)档案和历史材料。此外, 必須考慮到, 这样的“复原图”不同于“现状图”, 不仅在于其上沒有标明栽培植被, 而且常常在于其上不是标明某些次生的(人为的)植被类型, 而是标明这些植被类型的前身。阿略兴提交华沙国际地理學會議并在1943年作为該會議的《苏联代表团报告》丛刊出版的《莫斯科州地植物学图》(Алексин, 1934), 是同时編制这两种地植物学图的极显著的例子。在莫斯科州现状植被图上, 例如, 由山杨和樺树构成的小叶林占着显著的地位; 而在复原植被图上, 这些森林完全沒有标出, 我們在这些森林的位置主要看到櫟林和云杉林。这一点可以这样来解释: 由山杨和樺树构成的森林是短期的类型, 它們在櫟林和云杉林的采伐迹地和火烧迹地上发生, 由于人类的活动而普遍分布。河漫滩草甸在现状植被图上也占着显著的地位, 但它们在复原植被图上完全不出现, 因为在莫斯科州, 河漫滩草甸具有純粹是森林破坏后(人为)的起源。

采用来繪在图上的各个植被单位, 要用各种不同的顏色、符号或量綫来标志。統一采用的图例直到现在还没有拟定出来。

苏联科学院闊马罗夫植物研究所地植物学研究室植被地理学及制图学研究組, 在1954年完成并在1956年发表了比例尺为1:4,000,000的《苏联地植物学图》, 这幅图是在E. M. 拉甫連科和B. B. 索恰瓦的领导和主編下編制的。在这幅图上, 以及在他們主編下于1948年出版的比例尺为1:2,500,000的《苏联欧洲部分植被图》上, 采用了下列的顏色, 来表示各个基本的大植被单位:

北极荒漠和冻原: 淡灰色, 灰色, 淡紫灰色, 灰蓝色(共8个色标)。

高位山地植被: 蓝色(山地冻原), 天蓝蓝色(亚高山和高山草甸), 綠蓝色(高位山地垫状植被), 淡天蓝色(高位山地麓积物和悬崖的稀疏植被), 紫粉紅色(高位山地蒿类优若藜荒漠)。

阴暗針叶林: 灰紫色, 灰蓝色(共10个色标)。

松林: 黃褐色, 褐粉紅色, 黃粉紅褐色(共6个色标)。

落叶松林: 黃綠色, 蓝黃綠色, 綠黃綠色, 黃黃綠色(共13个色标)。

針叶闊叶林: 灰蓝綠色(含阴暗針叶树种), 带綠色泽的黃褐色(含松树)。

闊叶林: 带各种不同色澤的綠色, 带黃色澤和蓝色澤的綠色(共10个色标)。

中亚細亚山地果树林和灌丛: 碧綠色。

草甸和草本沼泽: 淡綠色(9个色标)。

泥炭藓沼泽: 淡天蓝色。

旱生疏林、山地旱生植物和亚热带草原: 粉紅色, 紅粉紅色, 橙粉紅色, 淡紫粉紅色, 粉紅紫色。

草原和当地农垦地: 黃淡綠色, 蜜黃色, 綠黃色, 淡褐黃色(10个色标)。

半灌木、蒿类和猪毛菜荒漠: 淡褐色, 淡橙色, 天蓝橙色(8个色标)。

多汁猪毛菜荒漠群聚和一年生猪毛菜植被: 淡紫色。

梭梭群落和荒漠灌木群落: 紅褐色, 褐紅色, 黃橙色, 粉紅橙色。

龟裂土原植体植被: 淡天藍綠色。

B. B. 索恰瓦1954年7月在巴黎第八届国际植物學會議上关于地植物学制图学的原则和任务的报告中, 举出了上述的色标。索恰瓦指出, 这些色标适用于温帶和北极帶以及亚热带北部边缘的一部分的植物群聚。对于亚热带的其余大部分以及热

帶來說，索恰瓦建議使用很多其他的色標，例如：對於亞熱帶和熱帶森林來說，使用暗綠色、暗紫色、雪青色、血紅色、酒紅色和其他顏色；對於南方荒漠來說，使用褐色。

B. B. 索恰瓦在第八屆國際植物學會議上的報告中，還着重提出了關於最好編制比例尺為 1:1,000,000 的世界地植物學圖的問題，這幅圖應當是各國專家的集體創作。

人們還把色標同某些符號或量線結合起來。在上述的比例尺為 1:2,500,000 的《蘇聯歐洲部分植被圖》上，廣泛使用了這樣的綜合圖例。例如，“中泰加型雲杉林”用“保護”色調的灰綠色來表示，而在某些地點，這些森林中間嵌入個別的較小片的其他樹種森林，例如以樺樹或松樹占優勢的森林，則在這些地點的同一顏色背景上，加上適當的符號：樺樹用一種符號表示，松樹用另一種符號表示，而在這些雲杉林中間的沼澤化地段，則用水平量線來表示。

為了較詳細地熟悉各種不同的圖例，建議參閱 H. A. 普羅佐羅夫斯基(Прозоровский, 1940)的《地植物學簡明教科書》；這本書是莫斯科大地測量、航空測量和制圖工程學院出版專供測繪學院學生使用的。M. A. 茨越特科夫(Цветков, 1950)的著作《森林圖及其編制方法》中，舉出了 Л. A. 沙波什尼科娃擬定的蘇聯森林圖的圖例。

為了使地植物學圖清楚反映植被和環境的聯繫，最好在圖上採用的植被單位的名稱中，還包括同這些單位有聯繫的地貌單位和土壤的名稱。例如：“冰水丘陵區域灰化紅壤上的櫟林”，或“德聶伯河第一階地的河漫灘森林草甸複合體”，等等。最好還指出它們的現代經濟利用（至少在某些名稱中是如此），例如在編制草甸地段詳圖時，指出割草場在何處，放牧場在何處。

蘇聯科學院闊馬羅夫植物研究所在編制各種蘇聯植被圖方面，無論過去和現在都進行巨大的工作。這項工作是廣泛集體性的，無論該研究所的研究人員和在各地工作（各加盟共和國科學院、蘇聯科學院的各個分院和研究站）的地植物學家，都參加了這項工作。

不但在小比例尺的、而且在中比例尺的地植物學制圖時，都最好運用空中照象測量。空中照象測量提供了森林、生荒地、田地和其他農業用地的準確邊界。此外，在必要的地點，必須把空中照象測量同碎部測量配合起來。C. B. 維克托羅夫、E. A. 沃斯托科娃、Д. Д. 維什甫金(Викторов, Востокова, Вышивкин, 1959)編著而不久以前出版的《地植物學測量簡明指導》中，含有關於航空地植物學測量以及一般地植物學制圖的充分詳細和明確的指示。

生產也向地植物學制圖提出具體的要求。例如，在蘇聯遠東區，按照國民經濟發展七年計劃（1959—1965年），預定耕翻和開墾2,000,000公頃生荒地，其中1,200,000公頃位於河谷中，800,000公頃位於緩坡上。這些地段的選擇，特別是在緩坡上，最好有土壤學家參加，也有地植物學家參加。同時，也必須考慮到集體農莊和國營農場的經濟可能性。因為緩坡主要為森林破壞後灌叢和殘存森林佔據著，所以在每一個別情形下，必須解決關於掘根和耕翻、或恢復森林、或建立果樹林、或放牧利用的合理性的問題。

在进行中比例尺地植物学制图时，必须不仅仅限于把地物繪在图上，而且要在个别的索引地段上尽可能充分地描述植被，并举出多方面的数字材料。地植物学图的简短文字說明，如果只是植被的純粹外表的形式的描述，则对于国民经济没有什么用处。除了帮助选择新的生荒地以便开垦以外，地植物学图应当为建立养蜂业和果树林、为改良草甸提供材料，并且在图上加入林型学和测树学成分的条件下，为林业提供材料。

对大比例尺地植物学制图，应当提出更大的要求，例如有关具体土地利用的要求。对于具有大片森林和自然飼料地段的那些农庄来说，这样的图的編制是非常重要的。

中比例尺的地植物学图对于农业区划具有特殊的价值。在农业区划时，地植物学图最好同土壤图和气候图配合起来。此外，在农业区划时，完全必须考虑到当地的农业生产經驗和經濟。以地植物学区为基本单位的地植物学区划，应当是农业区划的前提之一。

地植物学区 (геоботанический район) 在边界方面通常符合于景观区 (自然地理区)。地植物学区划同景观区划的区别，不在于区的划界，而在于区的描述。在第一种情形下，区的描述主要在植被方面，虽然不能不注意到地貌、气候和土壤的特点。在第二种情形下，区的描述在同等程度上注意到这一切因素。

地植物学区划的单位，我們已經在上面《地植物学和景观学》一章中列举了。

在地植物学区划时，最好既利用现代植被图，也利用复原植被图，但基本的注意力应当集中于现代植被图，因为地植物学区不但应当是农业措施规划的基础，而且应当是野生植物資源(现代状态的森林，放牧场和割草场，野生的药用植物和工业原料植物等等)利用的基础。

在专门討論地植物学区划基本原理的論文中，B. B. 索恰瓦(1952)指出：地植物学区划应当同自然地理区划保持不断联系，并考虑到每一地植物学区和其他区划单位的发展历史。該作者着重指出，地植物学区划的很多尝试的缺点，在于它們不是依靠适当比例尺的地植物学图。同时，他建議，区划所根据的那幅地植物学图的比例尺，应当比要在其上繪出的地植物学区的那幅图的比例尺大約大 10 倍。

苏联科学院闊马罗夫植物研究所 1947 年出版的《苏联地植物学区划》，是以該研究所 1939 年发表的比例尺为 1:5,000,000 的《苏联植被图》为基础的。这个区划的价值，在于它除了反映植被本身以外，还在充分的程度上反映其他自然条件，因此，这个区划的最小单位——地植物学县，在本质上就是景观县。

## 第十节 各个不同植被类型的研究的特点

由于植被特征不同，地植物学研究具有某种特点。例如，在森林中，应当运用一些方法，而在草甸或草原上则应当运用另一些方法。在森林中和草原上，所謂死地被物(森林中和草原上的残落物)的研究具有很大意义，而在草甸上，这样的地被物不大发展。沼泽植被、苔蘚地衣冻原、佛利干那群落(有刺常綠灌丛)等等的地植物学研

究，具有显著的特点。此外，由于各个不同植被类型經濟利用特点不同，也应当拟定加以改良和改造的不同措施。除此以外，必須指出，这些措施的拟定对于地植物学来说是完全必要的。否则，研究工作只具有純粹描述的意义，或最多只具有狭窄的理論意义，并与实践脱节。苏联科学院植物研究所出版的《野外地植物学調查方法》(1938)，含有关于这一切的很多重要指示。在一些关于野外地植物学調查方法的其他参考书中，应当首先指出 B. B. 阿略兴的《植被和植物区系的野外研究方法》(Алексин, 1938 6), B. H. 苏卡乔夫的《林型研究指导》(Сукачев, 1931),《苏联欧洲部分南部护田造林和建立稳定飼料基地时的地植物学調查簡明指导》(1952), B. H. 苏卡乔夫、C. B. 佐恩和 Г. II. 莫托維洛夫 1957 年发表的《林型研究的方法指示》，以及集体著作《野外地植物学》(在 E. M. 拉甫連科和 A. A. 柯尔查根的总編輯下，这部著作的第一卷在 1959 年发表，第二卷在 1960 年发表)。

我們將討論各个不同植被类型的地植物学研究的最重要的特点。

### 一、荒漠和半荒漠植被

在这样的地点，最好在全年期間內进行調查。以研究短生植被为目的的早春調查，具有特殊的意义；这种短生植被到了夏季初期或甚至春季末期，就全部枯死。另一方面，在象中亚細亚南部和南高加索这样的地区內，晚秋調查也具有很大意义；这时的調查正好赶上植物生活活动的第二高潮，这个高潮大約开始于 9 月，并繼續到 11 月初期或甚至中期。

在荒漠和半荒漠帶內，研究生境特征时，查明基质盐漬的各种不同类型和程度，以及查明某些植物群聚和个别植物种作为某一盐漬类型的指示者的意义，是非常重要的。查明植被同基质的机械組成(石砾、砂粒、粉粒、粘粒)、同基质紧密程度、同基质表面在夜間和清晨为露水湿润的情况、同地下水位等等的联系，也具有很大意义。应当特別注意研究河旁地帶和滨海地帶以及淡水湖、咸水湖和盐土的外围的植物群聚的生态系列。这些生态系列永远在某些程度上反映植被在湖泊干涸时的演替順序性，反映盐土的动态等等。

为了較清楚地表明某些荒漠群聚或半荒漠群聚的生态特点，可以在土壤性图解上加以分析，这种图解的坐标是两个主导的土壤因素。对于粘土荒漠來說，这样的主导因素通常是基质湿度和基质盐漬度。蒸騰作用的研究也具有很大意义。

由于荒漠和半荒漠地区的灌溉工作的开展，就产生了对在新灌溉农业地段上出现的野生植物群聚进行調查的問題。应当特別注意放牧的影响，并把地植物学研究同拟定有关調整放牧利用的措施联系起来(分牧、輪牧、施肥、加播牧草等等)。必须記住，控制放牧的实施，是同該地区飼料貯量的普遍增加有密切联系的。在統計某一集体农庄或国营农場的飼料貯量时，应当考慮到，荒漠和半荒漠地段在大多数情形下(中亚細亚、南高加索)，仅仅具有冬季放牧场、早春放牧场和部分晚秋放牧场的意义，而在夏季，则牲畜被赶到山区內放牧。在荒漠和半荒漠帶內工作的地植物学家，还必须查明在这些干旱放牧地段中間建造人工水庫的条件，查明进一步扩大和改良灌溉

系統以及营造成护田林的条件。最后,必须查明固定砂地、改良盐土地段的条件,查明降低含盐地下水位、对盐渍土壤施用石膏、排水和冲洗的可能性,等等。

在荒漠和半荒漠带内,不一定可以把每一群丛自然边界内的整个范围作为一个样地,因为例如在平原条件下,常常有这样的情形,即某一群丛个别地段占着好几公顷的面积。在这样的情形下,应当限制样地的面积。通常  $10 \times 25$  米就够了,但也常常必须增加到  $20 \times 50$  米,甚至到  $20 \times 100$  米。较小的样地常常是足够的,例如在描述粘质土壤上的非常发育的梭梭群落时,就是如此;但在砂土上,应当建立较大的样地<sup>1)</sup>。一般說來,群落越不成熟,它越不接近于成型群落,样地就应当越大。在荒漠和半荒漠带内,常常遇到复杂的植被复合体,在該复合体中,各个不同群丛的一些较小斑点間隔分布着。在这样的情形下,必须在每一群丛的地段的自然边界范围内分别作记录,此外,还要测定每一群丛各个斑点的面积占复合体总面积的百分率;这一点可以用在地植物学制图一节中叙述过的直綫調查法来进行。必须查明,构成該复合体的每一群丛出现于地形和基质的哪些条件下。

除了复合性以外,在荒漠和半荒漠带内,也常常观察到表现得非常显著的群丛本身的镶嵌性,在这些群丛的范围内,各个小群聚清楚地間隔分布着。显著的镶嵌性的原因如下:例如,半荒漠群丛以及特別是荒漠群丛的各个基本成分(蒿类、盐生灌木等等)通常不形成郁闭植丛,在这些植物的个别株丛和株丛群之間,出现 40—50 厘米以上的空隙。在这种情形下,株丛本身连同在其覆盖下定居的那些植物,是一个小群聚,而那些空隙则是另一个或几个小群聚。这些小群聚不但在结构和种类組成方面,而且在对基质的影响的特征方面,都是彼此有区别的。在灌木以及甚至小半灌木的下面,通常聚积着有点类似于残落物的物质,这里也聚积着为风搬运来的粘粒、粉粒或砂粒,因而造成一切条件,使这里比在空隙地上聚积更多腐殖质和发生更强烈的淋溶过程。因此,株丛小群聚是土壤形成过程中的主导小群聚,它們是特殊的进展演替中心,演替就从这里逐渐遍及空隙地。

在观测荒漠和半荒漠群聚的飼料产品时,要建立一些 1 平方米或  $50 \times 50$  厘米的小样方。从小样方上切下草本植物,也切下半小灌木以及甚至灌木;同时,最好立刻分别收集每一个种的剪切部分,这一点在植被不稠密的条件下是完全可能的。这样就使后来秤重各类的鮮重和干重的工作容易进行。在研究梭梭群落的材积时,可以采用 B. Л. 列昂捷夫(Леонтьев, 1950)建議的方法,这种方法是确定冬季梭梭树干直径和其地上部分的重量之間的关系。該作者分别为白梭梭和黑梭梭編制了相应的图表。此外,他还提出根据树冠直径测定梭梭材积的临时图表,这一点在空中照象测量时是特別重要的。

各种不同生活型的生物生态特点的研究,具有很大意义;这些生活型在自然荒漠群聚中颇为多种多样。在这里,基本的生活型包括:乔木(梭梭、砂槐),灌木(沙拐枣,各种猪毛菜等等),半灌木(蒿类等等),非短生一年生植物,一年生短生植物,多年生

1) A. B. 普罗佐罗夫斯基: «半荒漠和荒漠的地植物学研究方法»。在«野外地植物学研究方法»(1938)一书中。

短生植物(胎萌早熟禾、各种頂冰花等等),貼地的苔蘚、地衣、藻类(*Stratonostoc*),石块上的苔蘚、地衣、藻类。在半荒漠群聚中,除了上述的生活型以外,还要加上旱生的密丛型、疏丛型和根状茎型的禾本科植物,以及某些草原苔草和旱生的多年生双子叶植物。至于非旱生多年生草本植物,則它們在荒漠和半荒漠帶內主要出现于河边、湖边和海边的地帶,常常在这里形成草甸群聚和草甸沼泽群聚。最后,在水中也遇到水生植物群聚。

## 二、草原带植被

在这里,調查的第一个季节应当是从4月中旬到6月中旬。此后,可能有一个月的間断;在这个期間內,草原植被发育出现夏季蕭条,長針茅(*Stipa lessingiana*)結籽就在这时候結束。大約从7月中旬起,开始出现一个新高潮,这个时期以針茅(*Stipa capillata*)开花为特征。此后,又出现第二次蕭条,只有从9月底起,才有鱗茎早熟禾再生,春季短生植物种子萌发(这些植物正象在荒漠帶那样,基本上是冬性植物)。这样看来,从8月中旬到9月底,調查工作可以重新中断。

在研究生境条件时,除了地形及其起源以及土壤以外,針茅叶雕落物和其他干燥残体的研究,提供非常值得注意的結果;这些物体形成地被层,象森林残落物那样,叫做草原残落物。草原残落物的发育程度决定于植物群聚类型,并在頗大程度上表明草原植被演替的某一阶段。残落物在針茅草原和羊茅針茅草原上发育得最好,在羊茅草原上发育得較差;羊茅草原或者是在撂荒地上的針茅草原恢复过程中出现于針茅草原之前,或者相反地,是由于过度放牧的結果而代替了針茅草原。在进一步践踏的情形下,羊茅也将消失,植被就具有次生蒿类半荒漠的特征,在这样的半荒漠上,草原蒿类,例如 *Artemisia austriaca*,开始占着显著的地位。在这些次生蒿类群聚中,残落物已經几乎不存在。残落物作为重要保水物体的意义是非常大的;随着残落物的消失,草原开始迅速干燥。无节制放牧的后果就是这样。残落物发育程度可以这样观测:既要量度它所形成的层的厚度,也要从1平方米或50×50厘米的样方上收集残落物,然后一起或按类分别秤重(針茅叶、其他草本植物的残体、灌木和半小灌木的残体)。

草原群聚常常形成复合体,必須用上述研究荒漠和半荒漠植被所用的方法来加以研究。草原群丛生态系列的描述也具有很大意义,这种生态系列同时也显示草原群丛演替的方向。離谷和老谷的黃土性和粘土性的蕪原上的植物丛生所引起的演替,具有特殊的研究价值。这些蕪原上定居的先鋒植物,也可以在人工固定離谷时成功地利用;例如,伏地肤(*Kochia prostrata*)、白羊草(*Andropogo ischaemum*)等等都属于这样的种。

在草原群丛中,观察到表现得很显著的小群丛。这些小群丛的起源通常是与某一小地形类型的发生和发展有关,或者(对于荒漠和半荒漠來說也是如此)是与草原密丛禾本科植物、灌木和半小灌木的分布特点有关。

在研究草原植被同某些土壤条件的相互关系时,通常必須注意土壤肥力和土壤

表层的疏松程度或紧密程度。利用这两个指标,可以编制“土壤性图解”,在这种图解上,每一个方格相当于某种土壤紧密程度和某种土壤肥力的结合。某些草原植物是表层疏松的土壤的良好指示者,例如墙藓(*Tortula ruralis*)、贝氏羊茅(*Festuca beckeri*)。在较紧密的土壤上,贝氏羊茅让位于沟叶羊茅(*F. sulcata*)。

在草原上,建议建立面积为 $10 \times 10$ 米的样地,而在复合性显著的情形下则建立 $5 \times 5$ 米或更小的样地<sup>1)</sup>。样方的面积可以不一定。草群重量分析时的收割样方,面积为1平方米或 $50 \times 50$ 厘米。从小样方上剪下草群以前,要用手收集残落物来进行重量分析;而在剪下草群以后,在该样方上用格罗斯盖姆直线法测定所谓真正盖度(即用草丛基部和整个植株基部的盖度),是非常方便的。

在研究草原地段的饲料生产率及其相应牲畜头数时,必须考虑到,在草原带内,这些地段常常不是天然饲料的唯一来源。例如,在中亚细亚和南高加索的很多地区内,牲畜在夏季并不在草原地段上放牧,而是赶到山区内的高山放牧场和亚高山放牧场。在乌克兰南部的草原带内,相当大的放牧地段位于德聂伯河及其支流的河漫滩上,很多牲畜在夏季就在那里放牧。也必须考虑到,平坦地段上的最贫瘠的践踏坏的放牧场,最好加以翻耕,把它变成固定的播种牧草的地段,或者实行轮作。较少蒙受侵蚀的缓坡上的地段,也可以翻耕。无论拟定改良不翻耕的放牧场的措施,以及划出要翻耕的一切生荒地段和熟荒地段,都是地植物学家的任务。此外,最好还要划出完全禁止放牧的禁牧地段。这样的地段可能具有很大的科学意义;在解决有关草原植被动态和改良草原放牧场及割草场的许多问题时,这样的地段可以作为对照地段。在森林草原带内划出这样的地段,具有特殊的意义,而且最好在每一块这样的地段上有森林也有生荒草原。为了解决有关森林和草原的相互关系的各种不同问题(苏联地植物学在很大程度上就是围绕这样的问题而成长的),上述那样的禁伐禁牧地段可以作为据点。

除此以外,在草原带和森林草原带内工作的地植物学家,也应当研究人工林,分析现有森林带的某些缺点和优点,选定乔木灌木树种和草本植物,以丰富森林带的种类组成,固定沟谷和砂地。

人工林的树群和草本植被(草原植被和杂草植被)之间的相互关系的研究,是工作的一个重要方面。

在森林发生草原化的情形下,必须查明这种不利现象的原因;这样的原因可能是森林因采伐而透光,或者是牲畜在森林中放牧,或者是树群由于各个树种不正确配合的结果以及有时在不利土壤条件的影响下的过度自疏作用。森林的草原化表现在乔木灌木层的稀疏,以及表现在草原植物在下层中的大量出现,而同时,土壤朝着更加接近于草原黑土或栗土的方向而发生变化。草原化原因的查明,使得有可能制止这种现象的发展,并防止树林死亡。

草原带内的坳谷和老谷的陡坡上的植被和环境条件的研究,具有特殊的意义。地植物学家应当首先从当地植物区系的组成中选择适当的植物,以固定已经发生侵入

1) E. M. 拉甫连科:《草原的地植物学研究方法》。在《野外地植物学研究方法》(1938)一书中。

的陡坡。例如，旱生小半灌木伏地肤(*Kochia prostrata*)是这样的植物之一，这种植物是草原带南部和半荒漠带内极其常见的。这种植物对土壤条件的要求非常不严格，它具有巨大的根系，能顺利抵抗侵蚀。此外，已经查明，伏地肤也是一种宝贵的饲料植物。必须研究侵蚀坡地的自然植物丛生的过程，拟定促进这种植物丛生的步骤。在草原带内，砂地主要出现于河谷中；在这些砂地上，也要进行类似的研究。

### 三、森林植被

上面已经指出，森林中的样地描述具有自己的特点。第一，样地在这里应当比在草本群落中大得多，就是说，应当从100平方米到1,000—5,000平方米。第二，样地的描述要包括树干直径和树高的测定、树龄的测定、材积的测定。第三，在样地的范围内，特别是如果样地面积很大，有时最好建立一些较小的样方或样带，以便研究乔木树种的更新、草本植被和苔藓植被的特点、残落物的特点。任何一片森林或整个地区的被研究的森林群丛，最好用土壤性图解来表示，图解的两个坐标是土壤湿度和土壤肥力，正象在阿列克谢耶夫-波格列布尼亞克图解中所采用的那样。也可以利用苏卡乔夫的生态植物群落学系列方法，这种方法虽然较为复杂，但涉及较多的生境特征。

研究森林群落的地植物学家，应当考虑到林业的利益，并在查明该林型及其动态（树种更替）的特点的基础上，拟定采伐制度，拟定改进自然更新的适当方法，或者拟定有关人工更新的步骤。如果某一林型不进行更新，那末，必须查明这一点的原因；这些原因可能是人为的（例如牲畜放牧），也可能决定于某些自然因素，例如不利的土壤条件。在这样的条件下，必须拟定改变土壤条件的方法，或者拟定用另一树种（现有土壤条件对它有利）来进行该林型人工更新的方法。这样的任务最好用实验来解决，但实验的性质也可以在路线调查时初步拟定，有时则可以完全决定。例如，在喀尔巴阡山的陡坡上的某些森林中，云杉几乎不进行更新，结果，土壤上层几乎全部冲刷掉。可是，可以看到，在腐殖质积累的地点，特别是在粉腐的倒木堆中，云杉很好地进行更新。在这样的情形下，应当横过坡地，筑造一些浅窄坑道型的小台阶，冲刷掉的残落物将聚积在这些坑道中，这样就造成云杉更新的条件。

还必须拟定某一林型的附带利用的方法，例如，林冠下割草或有限放牧的可能性，果树植物、浆果植物、药用植物和食用菌的采收的可能规模，并按照具体当地条件来拟定实行这些措施的时间。还必须划出具有特殊保护意义的森林，例如森林草原带内、陡峭山坡上等处的很多森林，并提出关于在这些森林中完全禁止滥伐而只容许抚育采伐的问题。在大面积发生沼泽化的北方森林中，必须拟定排水措施，并事先预测这项措施将在植被中引起的变化。

在森林草原上进行工作时，必须认真搜集能够说明森林和草原的相互关系的一切资料。同样地，在森林冻原上以及在山区的森林上界，必须搜集说明森林同冻原植被、同亚高山矮曲林、高草草甸、高位山地草原及灌木的植被的某些相互关系的事实。

#### 四、沼 泽 植 被

在这里,必须特别注意研究水分(水文)状况;而在地表没有积水的沼泽上,应当在不同季节内测定地下水位。必须确定该沼泽水分供应的来源,注意到两种基本沼泽类型,即地下供水沼泽和大气供水沼泽,它们之间还有过渡型沼泽。地下供水沼泽,即低位沼泽,从泉水、河水氾滥获得水分供应,就是说,获得的水在某种程度上富有矿物盐类。因此,这样的沼泽在大多数情形下是富养沼泽。它们位于地形的低洼部位。大气供水沼泽,即高位沼泽,从大气降水获得水分供应:雨、露、雪、霜,就是说,获得的水含非常少的矿物盐类。因此,这样的沼泽是寡养沼泽。它们通常位于地形的相对隆起部位。富养的低位沼泽的典型植物是橙、芦葦、藨草、香蒲;寡养的高位沼泽的典型植物是泥炭藓、某些苔草、酸果蔓、都食,有时还有矮松。过渡型沼泽可能在低位沼泽由于泥炭增加导致地表增高而逐渐为高位沼泽所演替的过程中产生。

有时可以把湖河供水沼泽划出作为特殊的沼泽类型,这样的沼泽是在河漫滩上以及在湖泊植物丛生时形成的。可是,在本质上,这类沼泽在很多情形下是同地下供水沼泽分不开的。

有时在同一个沼泽的一些小地形部位,可能发生富养过程,而在另一些虽然位于附近的部位,则发生中养过程,或甚至寡养过程;这样的沼泽叫做混合沼泽。

除了研究沼泽的乔木、灌木、草本、苔藓和地衣植被以外,还应当注意显微的藻类(硅藻、鼓藻、蓝藻、绿藻);这些藻类常常覆盖着泥炭表面,呈粘性薄膜状,这种薄膜在干燥时变硬。藻类构成的这种薄膜,常常妨碍苔藓层的发育<sup>1)</sup>。最好采集藻类标本,放在玻璃瓶中,以便以后鉴定。必须在含有藻类标本的水中,加入几滴福尔马林(大约为样本体积的0.1),然后用石蜡封住瓶塞,在采集的泥炭样品中,必须(至少)测定:pH,灰分,活性  $P_2O_5$ 。

研究各个不同沼泽群丛中的泥炭藓年增长量,具有重要意义。要做到这一点,可以量度高位沼泽典型植物茅膏菜的各个莲座之间的距离(节间)。这些距离相当于茅膏菜的年增长量,而它本身也等于泥炭藓植被的增长量。

为了研究泥炭沼泽的构造(层理),要采用钻探法,从不同深处挖取泥炭样品。为了这一点,现在有各种特殊的钻,例如希勒尔钻、苏卡乔夫钻、因斯托尔弗钻等等。把泥炭样品包在羊皮纸内,并加以编号,号数要符合于笔记本中的相应记录,然后把样品放在有盖的洋铁罐内,使它们保持潮湿。在泥炭中还应当观测有无树桩和倒木,它们所处的深度。逐层钻探可以回答这样的问题:该地段当时存在的植被是在什么样的群丛或群丛复合体的地点上发育起来的。泥炭沼泽层理的研究应当从过去气候时期起直到现在。

全部泥炭及其个别类型(植物群丛可以作为各个泥炭类型的指示者)的贮藏量的测定,具有很大意义。高位泥炭和低位泥炭是两个基本的泥炭类型,而低位泥炭可以

1) Г. И. 阿奴弗里耶夫、И. Д. 波格丹諾夫斯卡亚-吉因涅甫等人: «沼泽植被研究方法»。在«野外地植物学研究方法»(1938)一书中。

再分为泥潭泥炭、森林泥炭和过渡型泥炭。必须确定泥炭作为燃料、肥料等等的适用程度。为了准确起见，应当把采集的泥炭样品寄到有关机关去进行分析。此外，必须拟定解决关于进一步利用该沼泽的问题的方法：保留该沼泽来采掘泥炭，或者把它改造成放牧场、割草场、耕地等等。这些问题应当由地植物学家初步拟定，并由有关规划机关来最后决定。

在进行沼泽的地植物学研究时，必须永远考虑到沼泽植被的显著复合性，而在很多情形下必须把这些复合体全部繪在地植物学图上。

必须考虑到，沼泽如果是一个植被型，则它是一个复合的植被型。沼泽地段的組成可能包括属于不同植被型（森林植被型、草本沼泽植被型、泥炭沼泽植被型、灰藓沼泽植被型等等）的各个群丛，以及它們相互构成的复合体。可是，也常常有这样的情形，即在所研究的沼泽上，只有属于某一个植被型（例如属于森林植被型或泥炭沼泽植被型）的群聚。在这样的情形下，可以把这种沼泽叫做沼泽化森林、泥炭沼泽等等。

## 五、水生植被

研究沼泽植被，常常同研究水生植被密切联系起来，因为很多沼泽是由于湖泊和池塘的植物丛生的結果以及在河旁地帶內形成的。水生植物群落地植物学研究方法，还没有充分拟定。与水生群落研究有关的主要国民經濟問題，是寻求使现有和新建的水域增加鱼类、泳禽、麝鷗(*Ondatra*)的方法。由此可见，水域的飼料貯量的調查以及增加水域飼料生产率的方法的研究，是首要的任务。由于这一点，研究各种不同水生植物对于鸟类、鱼类和麝鷗的适口性，是非常重要的。B. M. 戈尔巴切夫(Горбачев, 1950)采用了研究各种水生植物对于鴨类的适口性的下列方法。把套上圈环并經過秤重的鴨子成对地放在籠中，喂以要检验适口性的那种植物，每昼夜两次，每次一公斤。每昼夜两次把吃剩的残物加以秤重，并根据給予和取走的飼料的差来計算該植物的适口性（与苜蓿作比較，苜蓿的适口性暫定为1）。

植物在試驗期間內可能丧失的水量，用对照秤重的方法来检验。这些試驗表明，鴨子吃很多水生植物比吃苜蓿和三叶草更喜爱。同时，化学分析也表明，很多水生植物比苜蓿和三叶草含有更多的蛋白质和灰分物质。

在研究水生植被时，必须首先认真而詳細地描述水域本身，并注意下列各項：(1) 水域类型(湖、池、河、洄流区、旧河床)；(2) 水域的大致面积和輪廓；(3) 水域的底部地形和深度；(4) 水底沉积物的特征(組成、大致厚度)；(5) 水域是否閉合，或者有进水道和排水道；(6) 岸的高度和地形；(7) 在汛期是否观察到泛滥；(8) 水的性质(淡、咸、混浊、透明)；(9) 水域封冻状况。

为了描述岸边地帶的植物群落，要建立普通的样地和剖面綫；而在研究水生群落时，则从小船上借助于特殊的设备采集标本。为了这些目的，可使用长30米的鋼绳，其上每隔10米都有記号。把鋼绳繞在一个輕的木架上，木架安放在水域的岸上；然后，放开鋼绳，朝着水域中心的方向把它拉过水面，借助于特殊的浮标使鋼绳保持在

水面。沿着鋼绳的每隔 10 米处采集植被标本，用帶有标尺的鋼耙把标本捞出，标尺上刻有刻度，可以借以确定植物取样深度(漂浮植物、水中植物、水底植物)。在采集标本时，要記下：离岸距离、水底土壤、水的透明度、取样深度、植物从生程度，并对水域的該研究部分进行經濟評定。固定鋼绳的各点，要配置在水域整个沿岸每隔300米处。波兰科学家托尔帕 (Tolpa, 1950) 在其关于哈治諾沃湖植被的著作中，举出了这样的方法。为了测定水的透明度，可以使用謝氏盘；而为了采取水底土壤样品，则可以使用漏斗形测深錘(水底土壤松軟时)，或者使用波魯茨基水底取样器。

研究水生群落在水域不同深处的分布，是重要的。研究水生群落和岸边群落的动态，最好同研究水域本身的动态联系起来，就是說，要考虑到水域是否正在干縮，或者相反地，正在扩大。

在計算水域的飼料生产率时，必須計算水域每一公頃的鱼类和泳禽数量的适当定額。当泳禽超过定額时，水域发生不可逆的混浊；这种情况对鱼类和水生飼用植物是有害的。为了防止水域的沼泽化，建議割去并清除岸边(两栖)的粗硬植被；其中苔草和慈菇可以用作青貯飼料，而芦葦和香蒲可以編織席子，或用作屋頂材料。由于清除粗硬的植物，柔軟而有飼料价值的植物能够更好地发育。在某些情形下，也可以栽培有价值的水生植物。

## 六、草 甸 植 被

地植物学家在研究草甸放牧场和割草场时面临的基本国民經濟任务，在于拟定把它們作为飼料地段加以改良的步驟。草甸調查最好主要是在草群达到經濟成熟度的时期內进行；这个时期在苏联欧洲部分的条件下通常是在草甸禾本科植物大量开花的时期。而且，割草场上的基本調查工作应当在开始割草以前結束；这就是說，在苏联的中部平原地区內，調查工作应当主要在 6 月內进行，而在高位山地地区則在 7 月进行。放牧场的野外調查可以繼續到晚些时候。不过，甚至在割草场上，在較詳細調查时，工作可以从春季进行到晚秋，而且不但要研究植被发育的一切物候期，也要研究植被在割草后的再生。

全面描述所用的样地，通常面积不小于 100 平方米( $10 \times 10$  米)。为了割草取样，要在样地的范围内至少建立 4 个面积为 1 平方米的記名点数样方，或者最好至少建立 5—6 个面积为 0.25 平方米( $50 \times 50$  厘米)的样方。

如果样地的面积等于 100 平方米，或者超过不大，那末，記名点数样方可以同时用来测定草甸的一般单位面积产量，和测定植物的各个經濟类别或植物学类别的重量参加度。在植被复合性显著的山区条件下，常常应当建立这样的面积較小的样地。在平原条件下，样地即使在面积为 0.5 公頃或甚至更大的情形下，也可能是充分均匀的。在这样的情形下，如果有可能的話(例如在半定位研究和定位研究时)，要建立两种类型的記名点数样方。其中 一种类型，面积从 25 平方米( $5 \times 5$  米)到 100 平方米( $10 \times 10$  米)，仅仅用来测定該草甸类型的一般单位面积产量。在面积为 0.5 公頃的样地的范围内，这样的較大的样方至少应当建立两个。另一种类型，是面积为 0.25 平

方米( $50 \times 50$  厘米)的較小样方，数目至少5—6个，用来把植物加以分类，并测定每一类的重量参加度。

无论在建立較大的和較小的記名点数样方时，为它們選擇典型地点，具有很大意义。可是，对于較小样方來說，選擇典型地点有时可能是沒有必要的，这时，不是建立5—6个样方，而是从20—30个均匀分布于样地上的地点采集小束的植株。在一个样地不仅包括一个群丛、而是包括几个相近的群丛的情形下，这种方法特別有用。

在描述样地所固有的生境条件时，如果草甸是潮湿的、沼泽化的，那末，除了描述地形及其起源、小地形、土壤等等以外，还必須测定地下水位，这项测定要在夏季的最干燥时期內进行，这时地下水位較为稳定。在詳細調查时，要研究地下水位从春季到晚秋以及冬季內的季节性动态。对于每一块样地，必須在每一个时期內至少测定3—5次地下水位，然后算出典型数字。

在描述草甸植被时，测定草丛密集程度具有重要的意义。这项测定最好在以平方米計算的样方上(在收割样品已經剪去以后)进行，或者在割草后的較大样条上进行。无论在这两种的那一种情形下，最好用格罗斯盖姆直線法或柯尔涅娃投影重量法来测定草丛密集百分率(禾本科植物及苔草的草丛和其他植物茎基部的真正盖度)。

草甸群丛生态系列的描述具有很大意义，这些生态系列在河漫滩上表现得特別显著，但在旱地草甸上也是容易研究的。生态系列永远在某种程度上反映草甸植被的演替方向。确定现在为草甸所占据的地段的过去历史，也是重要的：这些草甸是否森林破坏后的草甸，或者是在干涸沼泽的地点产生的，或者該地段很久以前就是草甸地段(在某些河漫滩上以及在高位山地区域內，常常如此)。土层B的核状結構常常說明該草甸地段不久以前是森林；而土壤的块状结构以及在某种程度上土壤的泥炭性和丘状小地形的残余物，则說明該地段不久以前是沼泽。在研究河漫滩草甸时，必須分別描述每一河漫滩地帶(近河床部分、中央部分和近阶地部分)的生态系列。在建立深的土壤剖面或者观察天然断崖时，应当查明河漫滩属于哪一类型：粒状河漫滩或成层河漫滩。在研究演替时，必須特別注意禾本科植物的各个生物型(根状茎类型、疏从类型和密从类型)的作用和生活强度。

在放牧场上，研究某些草本植物在牲畜践踏后的再生性，是重要的。还必須研究各个不同植物种在某一年龄的适口性。为了对放牧场和割草场群丛进行生态分类，可以編制土壤性图解。这个图解的两个坐标，应当是在森林群落进行类似分类时所取的那两个坐标，就是說，土壤湿度和土壤肥力。除了在實驗室內测定土壤的腐殖质含量、灰分含量和酸度以外，很多指示植物也能够說明草甸土壤的肥力。

小群聚通常在多草丘的密丛草甸上以及在以扩散的疏从占优势的草甸上，表现得最显著，但它們也常常由于微坡小地形(在平原上)或阶梯小地形(在山区內)的存在而产生。在研究小群聚时，必須把它們配置在生态图解或生态系列上。生态上极端的小群丛，在某些情形下可能超出草甸植被型的范围以外。例如，在草原化的草甸

上,某些小群丛(极旱生的)可能是純粹草原性的,而在湿草甸上,极湿生的小群聚可能是草本沼泽性的。在混有密丛湿生禾本科植物(例如甘松茅)的草甸上,以这些禾本科植物占优势的小群丛,应当不属于草甸小群丛,而属于荒原小群丛。

在評定放牧场的飼料价值时,除了以测定从放牧场上取得的綠色物质、它的种类組成和质量为基础的那些方法以外,还要运用以测定从放牧场上取得的畜产品为基础的方法。英国科学家卡索(Castle) (Касл, 1956) 写道:用从单位面积上获得的肉、奶、毛、黃油和干酪的总重量来表示放牧场生产率,虽然有时也被采用,但它不能提供令人满意的結果。然而,用每单位面积上获得的肉的重量或牲畜增加的体重来表示放牧场生产率,则被广泛采用。这种方法早在 1902 年就已有人叙述过了。这种方法是以把在一定面积小区上放牧的牲畜加以定期秤重为基础的,而且正象在每一种野外試驗那样,必須有充分数目的重复。有时不是测定牲畜的活重,而是测定畜胴(屠宰后去毛去內脏及四肢的牲畜躯体)的重量;可是在处理不可屠宰的幼畜时,这种方法不能采用。此外,最好不仅测定牲畜的活重或胴重,而且要测定肉的质量。关于这一点,卡索引述米特頓(Middleton) 的意见:如果說,优良放牧场的肉产量可能超过低劣放牧场肉产量的 10—15 倍,那末,优良放牧场的肉的营养价值(卡值)可能高出 40 倍。至于测定放牧场在奶产方面的生产率,则这种方法較为不可靠,因为除了放牧场本身以外,牲畜的生理状态也对奶产发生影响。卡索还指出,在测定奶产和肉产时,必須針對放牧场飼料以外的补充飼料进行矫正。

必須研究有害植物在割草场和放牧场上的分布和作用:有刺植物(各种飞廉、薊、矢车菊、刺芹、蒼耳等等),有毒植物(藜芦、秋水仙、大戟等等),以及由于极其粗硬而不适口或几乎不适口的植物(例如甘松茅,这种植物也指示瘠土)。必須特別注意寄生植物(特別是菟絲子)和半寄生植物(各种 *Rhinanthus*、小米草)。必須提出防除这一切有害植物的步驟:除草,并用小尖鋤切断 10—12 厘米深处的根状茎(防除大戟和藜芦),暂时把割草场用作放牧场(在 *Rhinanthus* 大量传布时),化学防除方法(防除菟絲子),等等。在某些情形下,杂草特別多的地段必須翻耕,并在其上实行某种輪作,或者使其成为永久的人工播种的草甸。

割草场和放牧场的路綫調查,同在其最典型地段上建立定位試驗結合起来,常常是非常有效的;試驗的內容是:施肥,排水,用掘土机和鍊土机清除草丘,加播牧草,等等。在同集体农庄的农学家或农业技师一起建立这些試驗之后,这些試驗今后的进行,可以完全委托給进行地植物学研究的那一农庄。

最后,指出那些必須采集种子来播种的野生草本植物种(禾本科和豆科),也是地植物学家的直接任务。在自然界中观察到禾本科植物和豆科植物的各个不同种的最有抵抗力和最有生活力的組合时,可以建議加以人工播种。应当选择最适于采集野生牧草种子的地段。除此以外,地植物学家应当解释实行分牧和輪割(同一地段的割草利用和各种放牧方式間隔实行)的必要性,并拟定把放牧场划分为各个分牧区的方案,以及适用于当地具体条件的輪割和輪牧的方案。

## 七、极北区的植被

在极北区，地植物学家的基本任务在于研究作为养鹿业饲料基地的植被<sup>1)</sup>。极北区的其他畜牧业主要利用在那里具有隐域性质或泛域性质的草甸植物，这些草甸植物的研究在方法上与其他地带内的草甸的研究没有什么不同。

在冬季的牧鹿场上，鹿的主要饲料是那里占优势的地衣，而在夏季，则是草本植物、地衣以及灌木（特别是矮桦和矮柳）的叶和幼枝。在观测牧鹿场的饲料生产率时，必须记住，在一定的季节内，牧鹿场常常由于条件不利而没有利用。沼泽冻原的某些地段的多草丘现象，常常是夏季牧鹿的阻碍，而且这些地段还可能有由于土壤膨胀而经常改变的小地形。有时，秋季的回暖解冻和雨水引起草丛表面形成冰冻，鹿常常不能穿破冰壳而获得饲料。因此，必须查明，冻原的哪些地段不会发生冰冻，可以作为后备的放牧场。

在采取割草样品以进行重量分析时，必须不仅割下草本植物和地衣，而且也要割下灌木的幼枝和叶，这时要认真把新鲜的叶同干枯的去年的叶分开，这样的枯叶在冻原上通常很多。相反地，在测定麝牛(*Ovibos moschatus*)的饲料贮量时（现在冻原带内有些地方正在饲养麝牛），还必须观测这种动物冬季可食的枯草。不过，正象戈罗德科夫指出的，有些地点，鹿也食用雪下的枯草，但鹿食用这种枯草的程度还没有充分查明。因为鹿通常只食用灌木和草本植物的较幼嫩的或正在开花的部分，所以在观测牧鹿场的饲料生产率时，应当把在秤重收割物时获得的数字至少减去30%。重要的工作是根据饲用地衣层的新鲜（可食）部分的厚度、放牧场饲用地衣的总贮量和每年增高量，来测定饲用地衣物质的年增长量。如果地衣层的厚度在潮湿状态下发生变化，那末，要折算成风干状态，必须减去15%。

地衣的每年增高量，可以用 B. H. 戈罗德科夫标记法（метод отмечок）准确地测定。这种方法的内容如下：用洗不掉的墨汁或用细线包扎，在柱体（podetium）（分枝原植体）上标上记号，并在地衣处于最高潮湿状态时量度各个标记之间的距离。至于石蕊属的地衣，则可以采用较简单和迅速的方法来测定它们的年增长量。B. H. 安德列耶夫在1952年发表了这种拟定得极完善的方法。这种方法的根据如下：枝状石蕊的柱体通常每年分枝一次。原植体新鲜部分的中节（среднее колено）的长度，因而不外乎是平均年增长量。这种方法叫做中节法。原植体新鲜部分的中节长度，应当在水分最大饱和的状态下测定。A. A. 柯尔查根（Корчагин, 1960）的一篇论文也专门讨论这个问题。

至于地衣物质的年增长量，则从前是按照戈罗德科夫公式

$$m = \frac{ab}{h}$$

来计算的，其中m是1公顷放牧场的物质年增长量，a是地衣年增高量，b是1公顷面积的地衣在风干状态下的重量，h是地衣层在风干状态下的平均高度（厚度）。可

1) B. H. 戈罗德科夫：«北极和极北区的植被研究方法»。在《野外地植物学研究方法》（1938）一书中。

是, B. H. 安德列耶夫証明这个公式是不适用的。問題在于物质(重量)的增加不是与高度成比例,而是快得多,因为較大部分的物质是借助于多次分枝而形成的。因此,物质不应当按照公式来計算,而应当象在草本群落中采用的那样,用直接秤重收割物的方法来测定。对于地衣飼料貯量的大规模初步测定來說,可利用图表,从这些图表中查出地衣的某一年齡和高度时的貯量数值。

为了更詳細地熟悉有关冻原地衣的生长和发育生物学和有关它的經濟利用的新資料,建議首先参考 B. H. 安德列耶夫(Андреев, 1954)的著作《飼用地衣的增长量及其控制方法》。

在森林冻原和冻原的放牧场上,出现下列的植物生活型: 乔木,灌木,小灌木,苔草状类型,禾本科植物,苔草,杂类草(豆科植物除外),石蕊,枝状冰島衣,叶状地衣,壳状地衣,其他枝状地衣,皮层上地衣(附生地衣),真蘚,泥炭蘚,苔类,帽菌。地植物学家应当研究这一切生活型及其在极北区条件下形成的层片的生物生态特点。

为了描述冻原条件下的植物群丛,样地的面积可以与在描述草甸、沼泽和草原时一样。

在森林冻原上工作的地植物学家,应当永远記住深入研究森林和冻原之間的相互关系的必要性。此外,必須搜集有关极北区植被一般历史的材料,特別注意逐层研究泥炭中的各种不同植物残体;固然,由于在某种深处存在着永冻层,这样的逐层研究是有些困难的。

## 八、佛利干那状植被、悬崖植被和陡坡麓积物植被

佛利干那状植被包括佛利干那植被、胶黃薯植被(但不是胶黃薯草原)和托米里亚爾植被(唇形科旱生芬香小半灌木植丛),覆盖着中亚細亚和南高加索南部的山地和丘陵的干燥石质坡地上的广大地面。这个植被类型的詳細地植物学研究方法,还未充分拟定,但显然的,它应当具有两个方向: (甲)描述遍及群丛复合体(大群聚)的大样地和剖面綫,因为这些群丛本身在这里通常不是成型的,而是短期的;(2)运用直綫小剖面法和样带小剖面法来研究各种各样的常常是相当稳定的小群丛。

研究佛利干那状植被的基本国民经济目的,决定于把这类植被改造成另一些植被类型的必要性,这些新植被类型将以最好的方式加速土壤形成过程,并促进坡地的固定。为了这一点,除了寻找在陡峭石质坡地上造林的可能性以外,还应当为某些小群聚的扩大和郁閉造成条件;这样小群聚将引起更强烈的土壤形成过程,并以最好的方式保护陡峭坡地不致发生侵蝕。例如,各种不同的旱生灌木(綉綫菊、麻黃、針枝蓼等等)的稠密灌丛,就是这样的小群聚。

为了测定各个小群聚的不同抗侵蝕作用,可以使用 Л. Г. 拉孟斯基(Раменский, 1952б)建議的“插針法”(метод шпилек)。用坚硬而細的鐵綫制成一些长 8 厘米的針,把它們插入土壤中到 6 厘米深处,使得它們恰好露出地面 2 厘米(20 毫米)。如果要查明个别灌木或灌丛对于侵蝕过程的影响,则在它們的周围插針。到了次一时期,即下雨以后,就計算每一枝針伸出土壤多少。根据这个值和前一个值的差,判断多少毫

米的土壤在过去一段時間內被冲刷或被运积在針的周围。用插針法也可以研究侵蝕对于整个坡地的总的影响；为了这一点，要把大量（100 枝以上）的針橫过坡地排成一列，这些針彼此之間保持一定距离。此外，用插針法也可以研究石块、小道等等对侵蝕的影响。

在佛利干那状植被占据的一切坡地上，只可以容許非常有限的放牧，而且必須严格遵守分牧制度。山羊对灌木植被最为有害，应当完全禁止在这里放牧。最陡峭的坡地，从 40—45° 以上，应当完全禁止放牧。

在用割草样方法测定飼料生产率时，不但应当剪下草本植物，而且应当剪下牲畜可能食用的灌木和半小灌木的幼枝，就象在荒漠和冻原群聚中所作的那样。

除了陡峭石质坡地造林的問題以外，地植物学家应当拟定在这里建立森林果园的方法，这些森林果园由下列一些沒有严格要求的耐旱的果树乔木和灌木构成：扁桃，黃連木，朴，而在土层（虽然不是整片）較为发育和較为湿润的地点，还可加上无花果、石榴、核桃和杏。

在研究佛利干那状植被的动态时，必須首先解决这里过去有什么样的植被类型，因为在大多数的情形下，佛利干那状植被或者是在为人类所消灭的森林的地点上发育，或者是在胶黃薯草原和某些其他类型草原的地点上发育，或者常常是在过去有草原植被或半薩王納草本植被的旱生疏林的地点上发育。这些問題的解决可以帮助拟定一些方法，以便在这里恢复这些植被类型，固定陡峭石质坡地，并在其上形成整片土层。

研究悬崖植被的方法大多类似于研究佛利干那植被，因为在这两种情形下，不是研究群丛，而是把基本注意力轉移到研究大群聚和小群聚。小群聚在这里有时比在佛利干那状植被中更加多种多样。

垫状类型是悬崖的特殊的生活型。苔蘚和地衣在这里也非常多种多样。

陡坡麓积物植被也按照类似的方法进行研究；可是，这里的生活型具有自己的特点。例如，有一些植物具有长的锚状根系。

在悬崖和陡坡麓积物上进行地植物学研究时，必須特別注意它们的植被的动态，区分出基质固定过程和同时的土壤形成过程的各个順序阶段。

## 九、栽培植被

在任何地点进行全面地植物学研究时，无论这是一个集体农庄、一个国营农场或者整个区或州的土地，地植物学家都不应当不注意栽培植物群落，因为否则他将不能提供现代植物景观的全部景象。栽培植被的地植物学研究方法仍然完全沒有拟定；但是显然的，这样的研究应当包括深入观测一切环境因素，这些因素在这里在特別强烈程度上决定于人类的經濟活动。例如，在研究任何一块田地的土壤条件时，必須注意前作物、农业技术特征、单位面积产量等等。

栽培植被地段和野生植被地段以复合体的形式构成一定的大群聚，这些大群聚本身又合并为植物景观；这些植物景观应当成为地植物学研究的基本单位之一。个别

类型的田地、果园等等，必须看作栽培植物群从地段。

农业土地杂草的研究是一个重要环节。这时候，通常要把下列各种农业用地的杂草植被分开研究：禾谷类作物田地，中耕作物田地（玉米、糖用甜菜、马铃薯等等），菜园（也在很大程度上属于中耕作物田地），果园，葡萄园，棉花地，牧草播种地，此外，还要研究宅旁、路旁、撂荒地等等的杂草植被。在其中每一个生境型内，地植物学家要划分出一个或几个（决定于不同条件）杂草感染类型；这些杂草感染类型在栽培地段上不外乎是栽培植物群落中的杂草层片，这是应当加以铲除的有害层片。例如，在利沃夫州的各个中耕作物地段上，除了有一些几乎完全没有杂草的地段（在先进的集体农庄中）以外，还发现三种杂草感染类型，分别以某一个种在杂草植物中占优势：刺儿菜感染类型（含 *Cirsium arvense*），苦苣菜感染类型（含 *Sonchus arvensis*），虞美人感染类型（含 *Papaver rhoeas*）。每一个杂草感染类型都要求特殊的防除方法；拟定这些方法也是地植物学家的任务，而且必须研究现在已经在实施的防除步骤，并提出改良这些步骤的建议。这时，必须以威廉斯拟定的借助于适当土壤耕作和实施草田轮作的方法来防除杂草的完整制度为出发点，并考虑到当地的具体自然条件。

在描述杂草感染性时，必须把一切杂草植物按照生物学类别加以分类：（1）一年生植物，（2）多性植物，（3）根状茎植物，（4）根蘖植物，（5）其他多年生（直根、鳞茎、块茎）杂草，（6）寄生杂草植物（主要是各种列当和菟丝子）。

为了评定各种杂草植物在地段上的数量和分布特征，可以利用多度等级的测定；但是此外，还要测定每一个种的频度，这时要把面积各为 1,000 平方厘米（使用直径为 17.8 厘米的铁丝圈）的一些小样方均匀分布在整个地段上。这样的小样方有 25 个就够了，而不管整个地段的面积多大。然后计算频度百分率（参阅第 323 页）。

测定播种材料杂草感染度和土壤杂草种子感染度，也是在研究杂草植被时的重要项目。土壤杂草种子感染度要借助于从不同深处采取一定体积的土壤样品的方法来研究。这时，可以利用特殊的木盒或金属盒，或者直接利用火柴盒，但要事先计算它们的容积的立方厘米数。

在研究栽培植物群落时，要特别注意几个种混播的那些地段，例如，马铃薯和菜豆，林冠下播种草本植物的果园，混合牧草，等等。

人工林研究的重要性已经在上面指出了。研究人工林和其他栽培植物群落对土壤和气候以及对动物界和土壤微生物的影响，是一个特殊的项目。

## 第十五章 地植物学在改造苏联大自然中的作用

地植物学研究資料,特別是中比例尺和大比例尺的植被图,在农业区划时,在开垦西伯利亚、乌拉尔、远东区、伏尔加河流域、哈萨克斯坦的很多其他地区的生荒地和熟荒地时,都受到利用。在规划灌溉和开垦干旱土地时,在森林經理和很多其他工作时,上述的資料也是必要的。

还应当指出,在必須进行土壤改良、开垦新土地等等的那些地区內,地植物学制图提供植被在改造前的状态的宝贵資料。后来进行的周期性重新制图,应当反映景观的进一步变化。我們将举出 Г. Э. 庫連錯娃 (Куренцова) 和 М. А. 斯克里普卡亚 (Скрипкая) 进行的汉卡湖沿岸平原(远东区)的一个面积大約为 25,000—30,000 公頃的地段的地植物学测繪的結果,来作为上述工作的例子。这个地域的第一幅大比例尺植被图,是在 1936 年繪制的,而第二幅同样比例尺的图則是在几乎 20 年后的 1955 年繪制的。1936 年,整个地段的大約 60% 面积,是苔草芦葦沼澤,大約 15% 是潮湿拂子茅草甸,大約 25% 是杂类草野古草普列利群落。到 1955 年,情况发生强烈变化;沼澤只占整个地段的大約 15% 面积,潮湿拂子茅草甸占大約 40%;出现了从前所沒有的杂类草拂子茅草甸的大斑点;在一部分从前的潮湿拂子茅草甸和杂类草野古草普列利群落潮湿变型的一部分地点上出现了稻田;而杂类草野古草普列利群落的其余較大部分,則已經开垦,并播种了小麦。景观的这样巨大变化,主要是由于排水网的建造、开垦和汉卡湖稍微自然縮小而引起的。在这些变化中間,最显著的是沼澤面积几乎縮小到三分之一,而杂类草野古草普列利群落几乎縮小到五分之一。第一种情况是由于排水而引起的,第二种情况是由于开垦而引起的。

在研究植被演替时,地植物学家也能够在由于人类活动結果而造成的新生境内,在頗大程度上預见这些演替的进程。在解决这样的問題时,当然应当把植被演替与其他自然因素(土壤、气候、地形)的动态联系起来。另一方面,不能不考慮到某一地域景观的根本变化对相邻地段景观变化的影响。例如,苏联科学院地理研究所进行了齐姆梁斯克水庫沿岸的地貌研究,特別注意研究湖岸剖面形成的最初阶段;这一点在自然水域沿岸上是不可能作到的。該研究所从前进行的雷宾斯克大水庫的研究表明,人工水域对相邻地域景观发生影响,它們在沿岸地帶和鍋形地的发育的很多特点方面不同于自然水域。这种影响的观测使得有可能正确利用沿岸地区来进行建筑和作为农业用地,规划航运和渔业,預測水庫和整个景观的进一步变化(Кашин, 1952)。同时,生物界,首先是植被,对地形(特别是中地形和小地形)类型的发展有着重大的影响。

雷宾斯克水庫不但是苏联領土上,而且是苏联范围以外的巨大人工水域之一。由

于这个水库的建筑，莫洛加河谢克斯纳河河间地段的整个自然界发生了强烈的变化；这个地段的大部分都为水淹没，而没有为水淹没的部分则形成了半岛；1945年，这里建立了达尔文国家禁伐场。这个半岛位于该地域的北部，是一块平原；无数的小河和小溪和旧沟渠系统把它与水库密切联系起来。这一切加强了水域的影响，特别是在半岛的较低部分，更是如此。

一般说来，水位的季节和逐年强烈变化，是人工水库的特点。因此，在雷宾斯克水库地区内，出现了一条暂时淹水的地带；它有时是陆地，有时处于水下。在建造水库以前，这条地带是陆地，其上分布着森林、草甸和沼泽。在建筑水库之后，森林为水淹没，出现了浮出水面的泥炭沼泽岛屿；而代替草甸和多草小灌木植被的，是含有水生植物和水生沼泽植物的植丛的大片浅水地段。植丛的组成是混合的；某一个种的单纯植丛仅仅以小片地段的形式出现。植丛的特征在少水年份和多水年份内发生变化。在第一种情形下，陆生植物占优势；在第二种情形下，水生植物占优势。这些植丛所含的可作为泳禽良好饲料的植物很贫乏。这里可作为鸟类栖息场所的高大植株也很少。因此，产生了在这里引种饲料和防护植物的问题，这样的植物首先是宽叶菖(*Zizania latifolia*)；它是一种高大的多年生植物，能抵抗强烈淹水，形成良好的防护植丛，并具有高度饲料品质。在达尔文禁伐场内，已经在研究栽培宽叶菖的条件，并建立了这种植物的种株苗床(Кутова, 1957)。

在水库和沟渠的沿岸，在人工防护林影响的地区内，在灌溉和排水的地域内，在开垦大片生荒地和熟荒地的地区内，植被演替的研究，在一定程度上也可以借助于路线调查来实现。可是，要较深入研究演替，必须建立定位研究站。最近10年来，已经建立了这种定位研究站的完整系统：在斯大林格勒州，在哈萨克斯坦西部以及其他地点。在很多定位研究站中，已经获得了值得注意和有实际价值的资料。例如，在詹尼贝克定位研究站中，正在详细研究自然放牧场，研究个别植物种和整个草群的再生能力(放牧后重新生长的能力)。再生能力的研究，已经使得有可能拟定合理放牧的初步方案，并在这种方案的基础上建议适合于这些条件的轮牧类型，以及建议那些引入栽培作为饲料和改良土壤的植物。

在研究植被时，地植物学家应当同时集中注意野生植物区系的有用代表植物，建议新饲用植物以及固定砂地和沟谷的植物来栽培，选择抗旱和耐盐的造林树种，等等。B. Л. 列昂捷夫(Леонтьев, 1952)的论文专门讨论这个问题；这篇论文既含有初步建议的植物名录，也含有关于个别种的抗旱性、抗盐性、抗淹性和“砂质性”程度的非常值得注意的报导。关于在人工林和自然林中的下层中引入宝贵药用和食用植物以及促进有用真菌繁殖的方法来改造草本层和下木的问题，也正在成熟(Никитенко, Богуславский и Веденеев, 1952)。

在草原带和森林草原带内造林时，除了必须适当选择乔木树种和灌木树种以外，还产生了在地形各个部位上以及各个林带之间的距离方面合理配置森林的问题。此外，森林结构也必须最符合于防护作用。在这种情形下，必须考虑到草原带和森林草原带的不均匀性，就是说，考虑到这些带划分的各个自然地理省和区。还必须考虑到

农业的特点。例如, Г. А. 哈里托諾夫(Харитонов, 1958)为中俄罗斯丘陵地区提出了这样的森林土壤改良区划;这个丘陵地区的绝大部分属于森林草原,它的特征基本上是森林地段和过去草原的开垦地段間隔排列。整个地域分为 6 个森林土壤改良区,并为每一区提出了树种名录、一定的森林配置类型和森林结构类型。在拟定这样的区划时,地植物学研究,其中包括自然森林群聚,它们在地形各个不同部位上的分布、它们的土壤条件以及对相邻地点(特别是对农作物)的防护影响的研究,起着显著作用。应当用这样的方法周期性地研究从前建造的人工林。

Г. А. 哈里托諾夫描绘了在拟定的整个森林土壤改良措施系统实现之后的中俄罗斯丘陵景观:

“这个地域是由很多丘陵构成的;这些丘陵或者较为平缓,状如壠崗,或者显著表现,状如圆丘。在丘陵的突出部分,即各河流和各大老谷的分水岭,分布着分水岭森林带或小片的针叶林和落叶林。在较平缓的分水岭上,将分布着窄的森林带;较下面,即分水岭丘陵的坡地,分布着农作物。其次,在近分水岭坡地的坡脚,分布着不同宽度的近老谷地带和近壑谷地带;这些地带沿着水系边沿弯曲延伸,一面在其较低部位是田地,另一面是水系的岸。

“在水系两岸的绝大部分,将分布着森林:沿着河谷两岸和老谷出口,主要是针叶林;沿着干谷,则主要是落叶林。这些森林将在现在的石质裸地、侵蚀沟或其他无甚用处的土地的地点出现。在各个森林地段之间的较好土地上,将分布着草甸、果园和其他果树作物;在干谷底部,将是池塘。河流、池塘和水库的岸,将由防护林带围绕着。较好的河漫滩地段将播种着蔬菜作物和工业原料作物”(第 243 页)。

由于近几年来进行了生荒地和熟荒地的大规模开垦,在选择地段以进行耕作和播种农作物时利用野生植被作为指示者,具有特别的意义。研究在不同年龄的熟荒地上和在不同自然带和自然区内的植被演替,是重要的问题之一。Б. Г. 舒罗文科夫(Шуровенков, 1956)进行了值得注意的研究,这些研究表明:按照 B. P. 威廉斯的方案,在苏联草原带内,正在植物丛生的撂荒地据说必然经历下列的阶段——高杂草,冰草,落草类<sup>1)</sup>,羊茅,针茅;威廉斯的这个方案仅仅对于从前就结了来自相邻田界的杂草的种子的细小个体农民田地来说,是正确的。在集体农庄和国营农场的大片土地上,由于实行机械化的土壤精耕,撂荒地植被的演替以不同的方式发展着。过去土壤耕作的时间长短和精细程度,对撂荒地植被演替发生显著影响。例如,如果过去土壤耕作完全清除了冰草的根状茎,那末,冰草阶段就完全不出现,高杂草阶段可能为银色委陵菜(*Potentilla argentea*)阶段或者多叶蓍(*Achillea millefolium*)阶段所演替,这一点决定于任何一类种子在田地上的数量。Б. Г. 舒罗文科夫还观察了契卡洛夫州前乌拉尔高原草原地带内很多年来的这类演替。他也指出一些撂荒地,其上的冰草为针茅或羊茅所演替,而没有落草类阶段。

地植物学家把自己的工作与动物学家、微生物学家、土壤学家、水生生物学家等

1) B. P. 威廉斯把叶面不大发育的各种疏从禾本科植物合称为落草类植物,把假梯牧草(*Phleum phleoides*)、直立雀麦(*Bromus erectus*)、细落草(*Koeleria gracilis*)等等都列为这一类。

人綜合进行得越广泛,則他們的工作就越有成果。这就发生了一系列的問題,即致力于研究整个生物地理群落,包括它的植物部分(植物群落)、动物群和微生物以及这一切与土壤气候环境和人类活动的密切相互联系。在这样的生物地理群落学問題中,首先可以举出下列的問題:

1. 在开垦生荒地和熟荒地的地区內(特別是最近几年来开垦了大片土地的外乌拉尔地区、外贝加尔地区等等)的生物地理群落学研究。研究不久以前开垦的土地上新形成的生物地理群落,观测大片土地开垦对周围的田地、割草场、放牧场、森林等等的影响。

2. 在干旱地区內建造的人工林的生物地理群落学研究。拟定进一步改变生物地理群落的措施,以便增加有經濟价值的有机体的个体数目和减少有害有机体的个体数目。

3. 在新灌溉系統起着作用的地区內的生物地理群落变化的研究,以及对这些变化的定向干涉。

4. 使新水域大量增加有經濟价值的有机体,首先是鱼类和泳禽。

К.К.察普斯基(Чапский, 1957)在专门討論改造苏联动物界的一本引人入胜的书中,討論了各种不同措施(其中包括开垦)对野生动物的影响。开垦影响到小型啮齿类动物,首先直接把它们消灭在犁下,以及在壤片翻轉时把它们翻出地面,此后,它们就容易为猛禽所捕食。此外,翻耕消灭很多穴道。而且,翻耕消灭了野生植被,使啮齿类动物丧失食料和栖息场所。可是,在翻耕的田地附近,通常留下一些未耕过的地点;这里的动物群受到较少破坏;此外,从耕地上迁出的兽类在这里找到了避难所。同时,在正在成熟的谷类作物覆盖下,形成了特殊的啮齿类动物区系;这个动物区系的組成和个体数目决定于耕种的作物、土壤耕作的精細程度、周围土地的条件等等。农业技术水平越高,象小家鼠(*Mus musculus*)、林姬鼠(*Apodemus sylvaticus*)、灰仓鼠(*Cricetulus migratolius*)、旅鼠(*Lagurus lagurus*)等等那样的有害啮齿类动物在草原帶的耕地上就越少。

至于草原鸟类,则其中有一些种,例如鶲(*Otis tetrax*)和草原雕(*Aquila rapax*),完全不能忍受开垦;它们只能在那怕是很小的未开垦草原“綠洲”得到保存的条件生存。然而,这些现在稀见的鸟类是益鸟: 鶲是宝贵的野味,草原雕能捕食有害啮齿类(其中包括黄鼠)。百灵鸟(Alaudidae)不能容忍开垦。同时,很多其他鸟类很好地容忍耕种条件。例如,黍的播种吸引鹌鹑(*Coturnix coturnix*);在波罗的海沿岸各共和国中,三叶草播种促进了鹌鹑的传布。

М. С. 吉里亚罗夫(Гиляров, 1955)所写的新著作之一,专门討論与 Т. С. 马尔采夫(Мальцев)新土壤耕作法有关的昆虫学問題。大家知道,马尔采夫耕作法的內容如下: 預定播种谷类作物的經過休閒的田地,不进行通常的翻耕,而进行多次浅翻土和两次不翻轉壤片的深耕。这种方法在很多地区內成功地采用,但沒有受到普遍采用,因为它仅仅在一定土壤气候条件下才表明为有效的。М. С. 吉里亚罗夫注意到,必須研究昆虫个体数目的动态,查明昆虫发育条件,并拟定在采用这种新耕作法时防治昆

虫的步驟。在这里,吉里亞羅夫指出,新耕作法使很多昆虫容易繁殖,而在采用过去耕作法时,撥片翻轉抑制了昆虫繁殖。例如,棉夜蛾(*Chloridea obsoleta*)、苜蓿夜蛾(*Chloridea dipsacea*)以及幼虫在土壤不深处化蛹并以蛹期越冬的其他昆虫,都属于上述一类。繆翅目(*Thysanoptera*)、黃螟蛾(*Crambus spp.*)以及在土壤表层中生活的其他昆虫,也属于这一类。另一方面,撥片不翻轉的犁耕,促进有益昆虫的繁殖,例如消灭甜菜象鼻虫(*Bothynoderes punctiventris*)的綠腹卵蜂(*Scelionidae*)。

此外,撥片不翻轉的犁耕,可能导致单生蜂类个体数目的增加,而这些蜂类是农作物的重要传粉者。最后, T. C. 马尔采夫方法的土壤耕作,促进一切在土壤中生活的无脊椎动物个体数目的增加。这一点导致普遍提高土壤的生物学活泼性,以及导致造成改良土壤结构的条件。

吉里亞羅夫指出 B. P. 威廉斯关于土壤纤毛虫(*Infusoria*)、变形虫(*Amoebina*)、輪虫(*Rotatoria*)、低等小型甲壳类等等據說由于以有益細菌为食料而对土壤有害的論断的不正确性。吉里亞羅夫指出,动物学家的資料使我們不能同意威廉斯的这个意见。在土壤中生活的多細胞无脊椎动物,对細菌区系、固氮作用、硝化作用和矿质化过程及腐殖质化过程发生有利影响;这一点已經得到證明。

A. H. 佛爾莫佐夫、B. I. 奥斯莫洛夫斯卡亚、K. H. 布拉戈斯克洛諾夫(Формозов, Осмоловская, Благосклонов, 1950) 討論了有关食虫鸟类在人工林中的有益作用的很多重要問題。例如,这些作者指出:有些食虫鸟类冬季停留在我們这一带,这时由于缺乏植物食料而更加活跃地消灭森林的敌人——昆虫;这样的鸟类可能带来特別大的益处。这些作者特別注意到,必須在每一人工林中保留有价值的食虫鸟类的全部幼鸟,以及吸引新的有益鸟类。为了这一点而采取的步驟,包括冬季給予补充飼料(但不是飼养,因为飼养可能导致鸟类較少消灭害虫),以及設立木箱形和树洞形的鸟巢。

K. K. 察普斯基(Чапский, 1957)注意到,在草原上,每一条狭窄的护田林带“在本质上都似乎是两个并排的、但朝着不同方向的森林边沿”(第 218 页)。因此,在栖息于护田林带的鸟类中間,占优势的是典型的林沿种,例如,果园鶲(*Emberiza hortulana*)、麻雀(*Passer montanus*)、紅脚隼(*Falco vespertinus*)、小伯劳(*Lanius minor*)等等。此外,在护田林带中,单位面积的鸟数,也象在自然森林边沿那样,比在森林深处多些。察普斯基还指出,在各个草原人工林中,甚至在这些人工林在年龄、宽度以及乔木和灌木树种的組成方面彼此非常相似的情形下,鸟群无论在組成上和在数量上都可能不同。这一点决定于周围环境,即与大片森林的距离,附近水源的有无,等等。

在对人工林有害以及特別是对与人工林伴生的覆盖谷类作物有害的那些鸟类中,必須特別指出麻雀。可是,随着林带具有真正森林生物地理群落的特征的程度,林带內的麻雀个体数目大大减少。在这一方面,特別应当指出,必須建造这样的林带,使得其中更快和更充分地形成森林生物地理群落的一切特点。

防除黃鼠(*Citellus*)和其他对幼龄林带有害的啮齿类动物,正在受到頗大的注

意。例如,根据 H. B. 巴舍尼娜(Башенина, 1951)的資料,在 1950 年,斯大林格勒州幼齡林帶內的櫟樹苗的主要危害者,是小黃鼠(*Citellus pygmaeus*),但是除了小黃鼠以外,跳鼠(Dipodidae)、大倉鼠(*Cricetus*)、灰倉鼠(*Cricetulus migratolius*)、旅鼠(*Lagurus lagurus*)也是危害者。在建議以防除这些齧齒類動物的各種步驟中,該作者提醒,必須保護猛禽和猛獸以及它們的巢穴,在國有防护林帶兩側的至少 50 公里地帶內禁止捕獵狐(*Vulpes*)和普鼬(*Putorius*),同時加強在任何季節內捕獵兔(*Leporidae*)。

有很多研究工作專門針對防除對耕田林帶和覆蓋農作物有害的昆蟲。除了把食蟲鳥類吸引到人工林中來以外,還提出關於在人工林中增加食蟲兩棲類的個體數目的問題。例如,根據 M. M. 阿列依尼科娃和 H. M. 烏特羅賓娜(Алейникова и Утробина, 1951)的資料,在韃靼自治共和國的耕田林帶中,鋤足蟾(*Pelobates*)、陸蛙(*Rana terrestris*)和青蟾蜍(*Bufo viridis*)那樣的兩棲類,分布得很普遍;它們在這裡幾乎僅僅以昆蟲為食料,而且主要是食害蟲,例如叩頭蟲(Elateridae)、地下夜蛾(Agrotinae)、象鼻蟲(Curculionidae)等等。

灌溉和引水引起自然生物地理群落中的巨大變化。在十月革命後,灌溉和引水工作達到了很大規模,包括了中亞細亞、北高加索、南高加索、烏克蘭等等的很多地區。在建造灌溉系統的任何地方,農作物單位面積產量大大提高,景觀發生強烈變化。除了灌溉網以外,齊姆梁斯克水庫、雷賓斯克水庫等等那樣的大型水庫的建造,也發生巨大影響。我們已經在上面的雷賓斯克水庫的例子中談到了大型水庫的建造對植被的影響。

灌溉和引水也在動物界中造成巨大變化。這裡必須考慮到兩個方面:灌溉和引水對動物的直接影響,灌溉土地上的栽培植被對它們的影響。

灌溉和引水促進對高濕度適應的動物的傳布和繁盛,相反地,抑制乾旱地點的動物。結果,國民經濟因而得益處。正象 K. K. 察普斯基(Чапский, 1957)指出的,“在灌溉和引水的情形下,鳥群增加得特別顯著,而且其中幾乎一切種都是有益的,減少的主要的是有害動物,特別是齧齒類”(第 205 頁)。該作者舉出了在離水源不遠的那些林帶內的鳥類數量顯著增加的值得注意的情形。例如,正是由於這一點,離敖德薩不遠的別里亞耶夫斯克森林帶,特別富於鳥類;雖然在同一地區內還有其他林帶,但離水源較遠,鳥群較不豐富。當然,鳥類的豐富不能不影響到整個生物地理群落,其中包括它的植物部分。

M. Л. 卡列茨卡亞(Калецкая, 1957)描述了雷賓斯克水庫的春季水位上升和秋季水位下降對動物的影響。觀察到田鼠(*Microtus arvalis*)、鼩鼱(*Sorex araneus*)、歐鼴(*Talpa europaea*)由於水位升降而進行的季節性遷移;水淹沒這些小獸類的洞穴,迫使它們逃到較高的地點。隨著小型齧齒類之後,以它們為食物的猛獸也跟着遷移:狐(*Vulpes*)、貉(*Nyctereutes procyonoides*)、貂(*Martes*)。晚秋和早冬,灰兔(*Lepus timidus*)來到暫時淹水的地帶。夏末水位下降後在那裡發育的鮮草,吸引了灰兔;這時還沒有大雪堆,灰兔把鮮草從雪下挖出來。在水位下降後,這個地帶也吸引

駝鹿(*Alces alces*)。此外，在最炎热的月份，浅水地也吸引駝鹿，它們在这里免受到吸血虫类的侵害。

由于水位的季节性上升和下降，动物的食料組成也发生变化。例如，田鼠在淹水期內从近岸的苔草地迁移到較高处的草甸；如果說，在水位下降时期內，田鼠的食料組成中，占优势的是看麦娘、鬼針草和其他高湿度生境植物，那末，在淹水期內，田鼠的食料主要是中生植物的六月禾、白三叶等等。

少雨年份和多雨年份的交替，对动物发生更大的影响。

使新水庫增加鱼类和泳禽的問題，是增加水庫生物学生产率的較广泛的問題。这里必須从下面一点出发：必須在水庫中造成一定的环境条件总体，以便保証尽可能大量和多种多样的鱼类和鸟类。苏联科学院穆尔曼斯克生物学研究站科学工作者B. B. 庫茲涅錯夫(Кузнечов)指出，水庫的生物学生产率的問題，包括两个彼此密切交織的部分：(1)漁撈集約化的途径和方法，实行鱼群探测和发布漁汛預報；換句話說，这里也包括与合理利用自然水域现有和新創造的資源的全部复杂問題；(2)合理改变水生生物在自然界中的现有分布和个体数目的途径和方法(Кузнечов, 1951)。

上面举出的各个例子，仅仅說明地植物学家与研究自然环境的其他科学代表人物一起参加的綜合研究工作的某些方面。此外，地植物学家本人也越来越需要認識植被发育时所处的环境，善于探索植物群落中的植物与环境間以及通过环境而彼此間的相互关系之一切隐秘方面。此外，地植物学家也不应当把植物群落本身看作孤立的单位，而应当把它們看作較大复合体的一些經常相互作用的成分。

最后，地植物学家应当永远走出研究植被的統計描述处理方法的圈子，并深入研究植被在与自然环境及人类活动的联系中的动态及发育的规律性。在这个活动范围内，地植物学家不但能为实践作出很多貢献，而且能为地植物学理論的丰富和进一步发展作出很多貢献；而这一点本身将使科学更加接近于国民经济的需要。在这里，无论人类影响所引起的植被变化，以及与人类活动无关的自然过程和趋向，都必須受到同等程度的注意和研究。必須研究植被的自然演替和人为演替的密切相互联系，但同时又善于把它們明确区别开来。

积极参加进一步改造大自然以符合国民经济的利益，是地植物学家的光荣任务。

## 参 考 文 献

Айдиния Р. Х. 1953. Зольный обмен между древесной растительностью и черноземными почвами Каменной степи. Почвоведение, № 9.

Акимов А. Т., Л. А. Братцев. 1957. Динамика северной границы леса в правой части бассейна реки Усы. Изв. Комунистического филиала Всесоюзного географического общества, вып. 4, Сыктывкар.

Алейникова М. М. и Н. М. Утробина. 1951. К вопросу о роли амфибий в биоценозах полезащитных лесных насаждений. Зоол. журн., т. 30, вып. 5.

Алексеев Е. В. 1928. Типы украинского леса. Киев.

Алексин В. В. 1925а. Растительный покров степей Центрально-чертоземной области. Воронеж.

Алексин В. В. 1925б. Наши поэмы луга. М.

Алексин В. В. 1928. Что такое растительное сообщество. 2-е изд., М.

Алексин В. В. 1931. Русские степи и методы исследования их растительного покрова. Бюллетень Моск. общ. испыт. природы, отд. биолог., Новая серия, т. 40, № 3—4.

Алексин В. В. 1934. Геоботанические карты Московской области. Изд. Научно-исследовательского института Большого Советского Атласа Мира, М.

Алексин В. В. 1935. Основные понятия и основные единицы в фитоценологии. Сов. ботаника, № 5.

Алексин В. В. 1936. Растительность СССР в основных зонах. (Вальтер Г. и В. Алексин. Основы ботанической географии. М.—Л.).

Алексин В. В. 1938а. Классификационные схемы растительности. Сов. ботаника, № 3.

Алексин В. В. 1938б. Методика полевого изучения растительности и флоры. 2-е изд., М.

Алексин В. В. 1950. География растений. 3-е изд., М.—Л.

Алексин В. В. 1951. Растительность СССР в основных зонах. М.

Алексин В. В., В. С. Докторовский, А. Е. Жадовский, А. П. Ильинский. 1925. Методика геоботанических исследований (Сб. статей). М.—Л.

Альбицкая М. А. и А. Л. Бельгард. 1950. О взаимоотношениях древесно-кустарниковой и травянистой растительности в искусственных лесах Днепропетровщины. Бот. журн., т. 35, № 3.

Андреев В. Н. 1954. Прирост кормовых лишайников и приемы его регулирования. Тр. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. 3 (Геоботаника), вып. 9, М.—Л.

Андреев В. Н. 1956. Заселение тундры лесом в современную эпоху. Сб. «Растительность Крайнего Севера и ее освоение», вып. 1, М.—Л.

Аристовская Т. В. 1959. Методы исследования микрофлоры почвы. (Полевая геоботаника, 1. М.—Л.).

Афанасьев Д. Я. 1951. Геоботанический нарис нижньоднепровских плавней. Бот. журн., т. 8, № 2, Киев.

Афанасьев Д. Я., Г. И. Билько, Е. М. Брадис, Ф. О. Гринь. 1956. Классификация рослинности УРСР. Укр. бот. журн., т. 13, № 4.

Базилевич Н. И. и Л. Е. Родин. 1954. Особенности малого биологического круговорота в различных почвенно-растительных зонах. ДАН СССР, т. 97, № 6.

Башенина Н. В. 1951. К вопросу о характере вредной деятельности малого суслика и некоторых других грызунов в посадках дуба Ставропольской области. Зоол. журн., т. 30, вып. 3.

Бейдеман И. Н. 1938. К программе изучения корневых систем растений. (Обзор литературы). Тр. Бот. инст. Азербайджанской АН СССР, т. 3, Баку.

Бейдеман И. Н. 1939. Изменение интенсивности корневых систем в разных ценозах. Тр. Бот. инст. Азербайджанской АН СССР, т. 6, Баку.

Б ейдеман И. Н. 1953. Эколого-биологические основы смен растительного покрова. (На примере пшеменности Восточного Закавказья). Бот. журн., т. 38, № 4.

Б ейдеман И. Н. 1954а. Развитие растительности и почв в низменности Восточного Закавказья. Сб. «Вопр. улучшения кормовой базы в степной, полупустынной и пустынной зонах СССР», Изд. АН СССР, М.—Л.

Б ейдеман И. Н. 1954б. Методика фенологических наблюдений при геоботанических исследованиях. Изд. АН СССР, М.—Л.

Б ейдеман И. Н. 1956. К методике изучения водного режима растений. Бот. журн., т. 41, № 2.

Б ейдеман И. Н. и Р. А. Ф ил ен к о. 1959. Основные гидрологические изыскания при геоботанических исследованиях. (Полевая геоботаника, 1. М.—Л.).

Бекетов А. Н. 1860. Гармония в природе. Русск. вести., т. 30.

Беклемищев В. Н. 1930—1931. Основные понятия биоценологии в приложении к животным компонентам наземных сообществ. Тр. по защите растений, т. 1, вып. 1, 2, Л.

Беклемищев В. Н. 1934. Суточные миграции беспозвоночных в комплексе наземных биоценозов. Тр. Пермск. биол. н.-и. инст., т. 6, вып. 3—4.

Бельков В. П. 1957. Особенности главнейших видов травяного покрова вырубок в кисличниках и черничниках. Л.

Б ерг Л. С. 1938. Основы климатологии. 2-е изд., М.—Л.

Б ерг Л. С. 1945. Фации, географические аспекты и географические зоны. Изв. Всес. геогр. общ., т. 77, вып. 3, Л.

Б ерг Л. С. 1947. Климат и жизнь. М.

Б илай В. И. 1951. Мікроорганізми ґрунту та їх роль у житті вищих рослин. Изд. АН УССР, Київ.

Б люменталь И. Х. 1956. К вопросу о классификации степей. Сб. «Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения», Изд. АН СССР, М.—Л.

Б люменталь И. Х. и А. А. Н иценко. 1951. Рецензия на книгу П. Д. Ярошенко «Основы учения о растительном покрове». Бот. журн., т. 36, № 6.

Б обров Е. Г. 1957. Ботанический сад (1801—1916). (От аптекарского огорода до Ботанического института). М.—Л.

Б огдановская - Г иенэф И. Д. 1926. К вопросу о семенном возобновлении в луговых сообществах. Зап. Пушкинск. с.-х. инст., т. 3, Л.

Б одров В. А. 1950. Лесоводственный метод борьбы с засухой. М.—Л.

Б ольшая Советская Энциклопедия, т. 5, 2-е изд.

Б орисов А. А. 1948. Климаты СССР. М.

Б ородина Ф. З., Л. Г. Колобаева и Т. А. Зверева. 1955. К вопросу об определении фотосинтеза в полевых условиях. Тр. Инст. физиол. растений АН СССР, т. 10, М.

Б орщов И. Г. 1865. Материалы для ботанической географии Араво-Каспийского края. Зап. имп. Акад. наук, вып. 7 (прил. 1), СПб.

Б радиц Е. М. 1955. Рецензия на книгу П. Д. Ярошенко «Основы учения о растительном покрове» (на укр. яз.). Бот. журн., т. 12, № 1, Киев.

Б радиц Е. М. 1959. Растительный покров болот Башкирской АССР. Материалы по классификации растительности Урала (тезисы докладов), Свердловск.

Б раун Д. 1957. Методы исследования и учета растительности. Перевод с англ. под. ред. Т. А. Работнова. М.

Б реславец Л. И., Б. Л. И саченко и др. 1947. Очерки по истории русской ботаники. М.

Б уринацкий Д. П., И. К. Винокурова и др. 1952. Влияние лесных полос на микроклимат. Лес и степь, № 1.

Б уш Е. А. 1940. О результатах научных работ Юго-Осетинского горно-лугового стационара БИН АН СССР. Сов. ботаника, № 2.

Б уш Е. А. и Г. П. К варацх елия. 1937. Заметки по борьбе с сорняками. *Veratrum lobelianum* как вредный сорняк лугов. Сов. ботаника, № 4.

Б уш Н. А. 1931. К истории растительности Балкарии (Центральный Кавказ). Тр. Бот. музея АН СССР, вып. 23, Л.

Б уш Н. А. и Е. А. Б уш. 1936. Растительный покров Юго-Осетии и его динамика. М.—Л.

Б уш Н. А. и Е. А. Б уш. 1937. К динамике зарослей кавказского рододендрона. Бот. журн. СССР, т. 22, № 6.

Б ыков Б. А. 1957. Геоботаника. 2-е изд. (1-е — 1953), Алма-Ата.

Б ыкова Л. Н. 1951. Методика работы по изучению круговорота азота и зольных элементов в лесных биоценозах. Почвоведение, № 1.

Б яллович Ю. П. 1936. Введение в культурфитоценологию. Сов. ботаника, № 2.

Бяллович Ю. П. 1953. К вопросу внутривидовых и межвидовых взаимоотношений. Бюлл. Моск. общ. исп. природы, новая сер., т. 58, вып. 2.

Вага А. Я. 1951. Окультуренных фитоценозах. Бот. журн., т. 36, № 1.

Варминг Е. 1901. Ойкологическая география растений. М.

Васильев В. Н. 1946. Закономерности процесса смены растительности. Сб. «Материалы по истории флоры и растительности СССР», вып. 2, М.—Л.

Васильев В. Н. 1958. Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири. Сб. «Материалы по истории флоры и растительности СССР», вып. 3, М.—Л.

Вигоров Л. И. 1950. О влиянии корневых выделений травянистых растений на сеницы древесных растений. Сб. по лесоразведению, М.—Л.

Викторов С. В. 1955. Использование геоботанического метода при геологических и гидрогеологических исследованиях. Изд. АН СССР, М.

Викторов С. В., Е. А. Востокова, Д. Д. Вышивкин. 1959. Краткое руководство по геоботаническим съемкам. М.

Вильямс В. Р. 1939. Почвоведение. Земледелие с основами почвоведения. М.

Вильямс В. Р. 1950. Почвоведение. (Собр. соч., т. 5, М.).

Вильямс В. Р. и З. С. Филиппович. 1936. В. В. Докучаев в борьбе с засухой. Предисловие к книге В. В. Докучаева «Наши степи прежде и теперь». М.—Л.

Вицлер П. Б., С. А. Туманин. 1952. Срастание стволов кедра. Природа, № 11.

Воробьев Д. В. 1953. Типы лесов европейской части СССР. Киев.

Воропов А. Г. 1955. Взаимоотношения растений и животных на пастбищах в различных природно-географических зонах (тезисы). Материалы ко 2-му съезду Геогр. общ. СССР, М.

Воронцов Е. М. 1954. Опыт эколого-географического анализа орнитофауны смешанных лесов европейской части СССР. Харьков.

Востокова Е. А. 1953. Растительность как показатель геологических условий в пустынях и полупустынях в связи с их освоением. Автореферат дисс. М.

Вульф Е. В. 1933. Введение в историческую географию растений. 2-е изд., М.—Л.

Высоцкий Г. Н. 1938. О гидрологическом и метеорологическом влиянии лесов. М.

Высоцкий Г. Н. 1939. Гидромелиорация нашей равнины главным образом с помощью леса. Почвоведение, № 1.

Высоцкий Г. Н. 1950. Лесные покровы и сетки СССР. Почвоведение, № 10 (сокращ. перевод статьи, опубликованной в 1940 г. на укр. яз.).

Галазий Г. И. 1954. Вертикальный предел древесной растительности в горах Восточной Сибири и его динамика. Тр. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. 3 (Геоботаника), вып. 9, М.—Л.

Галкина Е. А. 1955. Болотные ландшафты лесной зоны. Геогр. сборник, вып. 7, М.

Гаузе Г. Ф. 1944. Некоторые проблемы химической биоценологии. Усп. совр. биол., т. 17, вып. 2.

Гейдеман Татьяна. 1931. Некоторые данные к изучению дерна высокогорных растений. Тр. по геобот. обследов. пастбищ Азербайджана, сер. С, вып. 4, Баку.

Генко Н. К. 1889. Тальниковское хозяйство в пойме реки Волги. Лесной журн., № 4.

Геоботаническая карта СССР. 1954. Под ред. Е. М. Лавренко и В. Б. Соловьева. Изд. АН СССР, М.—Л.

Геоботаническое районирование СССР. 1947. Тр. Комиссии АН СССР по ест.-ист. районированию СССР, т. 2, вып. 2, М.—Л.

Герасимов И. П. 1958. Структурные черты рельефа СССР и их происхождение. Изв. АН СССР, сер. геогр., № 5, М.

Герасимов И. П. и К. К. Марков. 1941. Развитие ландшафтов СССР в ледниковый период. Сб. «Материалы по истории флоры и растительности СССР», вып. 1, М.—Л.

Гиляров М. С. 1947а. Почвенная фауна орехово-плодовых лесов Ферганского хребта и ее значение для диагностики этих почв. Вестн. МГУ, № 1.

Гиляров М. С. 1947б. Почвенная фауна Южного берега Крыма. Вестн. МГУ, № 2.

Гиляров М. С. 1947в. Распределение гумуса, корневых систем и почвенных беспозвоночных в почве ореховых лесов Ферганского хребта. ДАН СССР, т. 55, № 1.

Гиляров М. С. 1951. Роль почвенных животных в формировании гумусового слоя почвы. Усп. совр. биол., т. 31, вып. 1.

Гиляров М. С. 1955. Энтомологические проблемы, связанные с новой системой обработки почв. Зоол. журн., т. 34, вып. 2.

Говорухин В. С. 1940. Лесотундра Старого света. Уч. зап. геогр. фак. Моск. обл. пед. инст., т. 3, вып. 1.

Гоголев И. Н. 1952. К вопросу о генезисе темноцветных (рендзинных) почв под лесом. Почвоведение, № 3.

Головкова А. Г. 1955. Травяной покров искусственных лесонасаждений Чуйской долины. Уч. зап. биол.-почв. фак. Кирг. гос. унив., вып. 6, Фрунзе.

Горбачев В. М. 1950. Растительность прудов. Докл. ВАСХНИЛ, вып. 11, М.

Гордягин А. Я. 1900. Материалы к познанию почв и растительности Западной Сибири. Тр. общ. естествоисп. при Казанск. унив., т. 34, вып. 3.

Гордягин А. Я. 1922. Растительность Татарской республики. Казань.

Городков Б. Н. 1938. Растительность Арктики и горных тундр СССР. Сб. «Растительность СССР», т. 1, М.—Л.

Грабарь В. А. 1958. Шляхи поліпшення травостою полонин Закарпаття. (Підвищувати культуру полонинного господарства. Ужгород).

Григорьев А. А. 1956. К современному состоянию учения о зонах природы. Сб. «Вопр. географии» (для 18-го Международн. геогр. конгресса), М.—Л.

Гроссгейм А. А. 1928. Некоторые данные маршрутного исследования бородачевой и ковыльной степи в центральном Закавказье. Журн. Русск. бот. общ., т. 13, № 3—4.

Гроссгейм А. А. 1929. Введение в геоботаническое обследование зимних пастбищ Азербайджанской ССР. Баку.

Гроссгейм А. А. 1948. Растительный покров Кавказа. М.

Гроссгейм А. А. и А. А. Колаковский. 1932. Опыт изучения всходов в естественной обстановке. Бот. сборн. Азерб. гос. н.-п. инст., вып. 1, Баку.

Гроссет Г. Э. 1930. Лес и степь в их взаимоотношениях в пределах лесостепной полосы Восточной Европы. Воронеж.

Грушвицкий И. В. 1940. Явление инверсии растительности в Уссурийском крае. Бот. журн. СССР, т. 25, № 1.

Грюммер Г. 1957. Взаимное влияние высших растений — аллелопатия. Перевод с нем. М.

Гудощикова В. И. 1928. Суточная миграция животных в комплексе ассоциаций. Тр. Биол. н.-п. инст. и Биол. станции при Пермск. гос. унив., т. 1.

Гумбольдт А. 1936. География растений (серия «Классики естествознания»). М.—Л.

Дарвин Ч. 1949. Путешествие вокруг света на корабле «Бигль» (1839). М.

Девдариани А. С. 1954. Антропогенные формы рельефа. Вопр. географии, сб. 36, М.

Дзенс-Литовская Н. Н. 1941. Красная земля. Природа, № 2.

Димо Н. А. 1945. Мокрицы и их роль в почвообразовании пустынь. Почвоведение, № 2.

Димо Н. А. и Б. А. Келлер. 1907. В области полупустыни. Саратов.

Дмитриева Е. В. 1957. К характеристике микроклимата некоторых типов лесов Карельского перешейка. Вестн. ЛГУ, № 12.

Докучаев В. В. 1885. Русский чернозем. М.

Докучаев В. В. 1892. Наши степи прежде и теперь. М.

Докучаев В. В. 1898. О почвенных зонах вообще и вертикальных зонах в особенности. Кавказск. сельск. хоз., №№ 246 и 247.

Докучаев В. В. 1949. Избранные труды. М.

Долуханов А. Г. 1958. О некоторых закономерностях формирования и смен основных формаций лесной растительности Кавказа. Тр. Тбилисск. бот. инст., т. 19.

Долуханов А. Г. 1959. Вопросы естественной классификации лесных ценозов. Тр. Тбилисск. бот. инст., т. 20.

Домрачев Г. В. 1936. Латинская фитоценологическая номенклатура. Сов. ботаника, № 1.

Дохман Г. И. 1936. О некоторых классификационных единицах комплексов. Землеведение, т. 38, вып. 3.

Дохман Г. И. 1949. Материалы к истории фитоценологии. Бюлл. Моск. общ. исп. природы, новая сер., т. 54, вып. 2.

Дохман Г. И. 1954. Растительность Мугоджар. М.

Дохман Г. И. и П. Е. Порокховник. 1954. Идеи фитоценологии в 60-х годах XIX в. (О забытой статье А. М. Бажанова). Бюлл. Моск. общ. исп. природы, новая сер., т. 59, вып. 6.

Дунин М. С. 1952. По Афганистану, Пакистану, Индии. (Путевые очерки). М.

Егоров А. Д. 1954. Витамин С и каротин в растительности Якутии. Изд. АН СССР М.—Л.

Еленинский Р. А. 1938. Динамика ландшафтных смен от Алтая к Тянь-Шаню. Бюлл. Моск. общ. исп. природы, новая сер., т. 47, вып. 3.

Еленинский Р. А. 1940. Высокогорный продольный ландшафтный профиль северного склона западного Кавказа. Бюлл. Моск. общ. исп. природы, новая сер., т. 49, вып. 1.

Жилкин Б. Д. 1954. Продуктивность как классификационный признак для оценки влияния деревьев и леса на водный баланс. Тр. Инст. леса АН СССР, т. 22, М.

Забелина Т. М. и И. М. Забелина. 1954. Влияние экспозиции и крутизны склонов на элементы географической среды. Вестн. МГУ, № 3.

Завалишин А. А. 1959. О факторах почвообразования и почвенных процессах (Полевая геоботаника, 1. М.—Л.).

Закарян С. Ф. 1930. Борьба за жизнь между всходами солянок. Сб. «Материалы по опытно-строительным работам на Мугани», вып. 6, Баку.

Заленский О. В. 1949. Краткие итоги ботанических исследований Памира. Бот. журн., т. 34, № 4.

Захаров С. А. 1927. Курс почвоведения. М.

Захарова А. Ф. 1951. О некоторых вопросах освещенности в связи с культурой чая под пологом леса. Вестн. ЛГУ, № 9.

Золотов С. А. 1953. О влиянии главнейших хвойных пород Дальнего Востока на почву. Почвоведение, № 2.

Зонн С. В. 1950. Лесные почвы северо-западного Кавказа. М.—Л.

Зонн С. В. 1955. Биогеоценотический метод и его значение для изучения роли биологических факторов в почвообразовании. Почвоведение, № 6.

Зонн С. В. 1959. В тропиках южного Китая. М.

Зрачевский А. И. 1957. Дождевые черви как фактор плодородия лесных почв. Изд. АН УССР, Киев.

Зрачевский А. И. и Е. И. Крот. 1955. Роль соснового насаждения в накоплении азота, фосфора и калия в почве. Тр. Инст. леса АН СССР, т. 24, М.

Зубарев В. М. 1957. К вопросу о взаимоотношениях дуба и ели. ДАН СССР, т. 115, № 3.

Иванов В. В. 1950. Малый суслик — рассолононитель почв. Изв. Всес. геогр. общ., т. 82, вып. 5, Л.

Иванов Л. А. 1956. О транспирации полезащитных пород в Деркульской степи. Тр. Инст. леса АН СССР, т. 30, М.

Иванов Л. А. и Н. Л. Коссович. 1946. Полевой метод определения фотосинтеза в ассимиляционной колбе. Бот. журн. СССР, т. 31, № 5.

Иванов Л. А., А. А. Силина, Ю. Л. Цельников. 1952. О транспирации полезащитных пород в условиях Деркульской степи. Бот. журн., т. 37, № 2.

Иванова А. В. 1950. Об изменениях травяного покрова в сосновых посадках окрестностей Еревана. Тр. Бот. инст. АН Арм. ССР, т. 7, Ереван.

Ивашкевич Б. А. 1933. Дальневосточные леса и их промышленная будущность. М.—Хабаровск.

Ильин М. М. 1947. Флоры лitorалей и пустынь в их взаимосвязях. Сов. ботаника, № 5.

Ильин М. М. 1951. Основные принципиальные положения к построению новой системы растений. Бот. журн., т. 36, № 2.

Ильин М. М. 1953. Филогенез покрытосеменных с позиций мичуринской биологии. Бот. журн., т. 38, № 1.

Ильинский А. П. 1934. Об одном новом способе весового анализа травостоя. Сов. ботаника, № 4.

Ильинский А. П. 1935. Высшие таксономические единицы в геоботанике. Сов. ботаника, № 5.

Ильинский А. П. 1937а. Растительность земного шара. М.—Л.

Ильинский А. П. 1937б. 20 лет советского геоботанического картирования. Сов. ботаника, № 5.

Ильинский А. П. и М. П.осельская. 1929. К вопросу об ассоциированности растений. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., вып. 20, Л.

Порданиов Д. 1956. Состояние ботанической науки в Болгарии. Бот. журн., т. 41, № 2.

Исаченко А. Г. 1953. Основные вопросы физической географии. Л.

Калецкая М. Л. 1957. Роль режима Рыбинского водохранилища в жизни млекопитающих Дарвинского заповедника. Тр. Дарвинского гос. заповедника, т. 4, Вологда.

Калинина А. В. 1958. Геоботаника в помощь геологическим исследованиям. Бот. журн., т. 43, № 2.

Калинкевич А. Ф. 1955. Причины выпадения клеверов. Сб. «О питании растений», М.

Камышев И. С. 1939. Пашенные сочетания, как фитоценозы. Тр. Воронежск. гос. унив., т. 11, вып. 2, бот. отд.

Карта растительности европейской части СССР. 1948. Под ред. Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы при участии Б. Н. Городкова. Изд. АН СССР, М.—Л.

Касл М. 1956. Методы оценки продуктивности сенокосов и пастбищ в умеренном климате. Сб. «Использование и улучшение сенокосов и пастбищ» (переводы из иностр. период. литературы под ред. Т. А. Работникова), М.

Кац Н. Я. 1934. Об основных проблемах и новом направлении современной фитоценологии. Бюлл. Моск. общ. исп. природы, новая сер., т. 43, вып. 2.

Кац Н. Я. 1936. О фитоценозах Кавказского госзаповедника в свете комбинативных свойств видов. Землеведение, т. 38, вып. 3.

Кац Н. Я. 1943. На пути к познанию структуры лесных фитоценозов. Бот. журн. СССР, т. 28, № 4.

Кац Н. Я. 1948а. Фитоценоз и вид. Бюлл. Моск. общ. исп. природы новая сер., т. 53, вып. 2.

Кац Н. Я. 1948б. Типы болот СССР и Западной Европы и их географическое распространение. М.

Качинский Н. А. 1925. Корневая система растений в почвах подзолистого типа, ч. 1. М.

Качинский Н. А. 1930. О влажности почвы и методах ее изучения. 3-е изд., М.—Л.

Кашин Ю. С. 1952. Предполагаемые типы берегов Цимлянского водохранилища. Изв. АН СССР, сер. геогр., № 4.

Кашкаров Д. Н. 1933. Среда и сообщество. М.

Кашкаров Д. Н. и В. П. Курбатов. 1929. Предварительный экологический очерк фауны позвоночных центральных Кара-Кумов. Тр. Среднеаз. гос. унив., сер. 12, № 7, Ташкент.

Келлер Б. А. 1911. Ботанико-географические исследования в Зайсанском уезде Семипалатинской области. Тр. почв. бот. эксп. по иссл. колонизационных районов азиатской России, ч. 2, СПб.

Келлер Б. А. 1914. По долинам и горам Алтая. Казань.

Келлер Б. А. 1923. Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь, вып. 1—2. Воронеж.

Келлер Б. А. 1940. Задачи и пути советской ботаники в свете третьего пятилетнего плана развития народного хозяйства СССР. Сб. «Растение и среда», т. 1, М.

Кириков С. В. 1954. Из истории животного мира степной зоны и лесостепи. (Европейская часть СССР). Материалы ко 2-му съезду Геогр. общ. СССР (тезисы докладов), М.

Кириков С. В. 1955. Исторические изменения животного мира нашей страны в XIII—XIX веках. Изв. АН СССР, сер. геогр., № 1.

Клеопов Ю. Д. 1941. Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Сб. «Материалы по истории флоры и растительности СССР», вып. 1, М.—Л.

Клеопов Ю. Д. 1941. Перигляциальные степи европейской части СССР. Уч. зап. Харьк. держ. унив., вып. 2.

Клика Яромир. 1955. Обзор работ по геоботанике в Чехословацкой республике с 1939 по 1952 г. Бот. журн., т. 40, № 3.

Клименко Г. А. 1952. Некоторые вопросы развития травосеяния в районах Суйфуно-Ханкайской равнины. Тр. Дальневосточн. филиала АН, сер. растениеводч., т. 1, Владивосток.

Ковда В. А. 1946. Происхождение и режим засоленных почв. Изд. АН СССР, М.—Л.

Колаковский А. А. 1939. Растительность альпийского пояса хребтов Теймас и Эрцог в Абхазии. Тр. Тбилисск. бот. инст., т. 7.

Колдайнов В. Я. 1958. Гнездовые посевы древесных пород и срастание их корневых систем. Бот. журн., т. 43, № 5.

Колесников Б. П. 1951. Кедровые леса Приморского края. Владивосток.

Колесников Б. П. 1955. Очерк растительности Дальнего Востока. Хабаровск.

Колесников Б. П. 1956. Кедровые леса Дальнего Востока. Тр. Дальневосточн. филиала АН СССР, сер. бот., т. 2(4), М.—Л.

Колесников Б. П. 1958а. Состояние советской лесной типологии и проблема генетической классификации типов леса. Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 2, Новосибирск.

Колесников Б. П. 1958б. О генетической классификации типов леса и задачах лесной типологии в восточных районах СССР. Изв. Сиб. отд. АН СССР, № 4, Новосибирск.

Комаров В. Л. 1940. Учение о виде у растений. М.—Л.

Комаров Н. Ф. 1938. Рельеф и топографическое распределение растений. Тр. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. 3 (Геоботаника), вып. 4, М.—Л.

Комаров Н. Ф. 1940. Идея развития и теория подвижного равновесия в современной геоботанике. Сов. ботаника, № 5—6.

Комаров Н. Ф. 1951. Этапы и факторы эволюции растительного покрова черноземных степей. М.

Коюшков Н. С., А. Ф. Любская, И. П. Микиниа, И. П. Орлов, П. И. Ромашев и И. А. Цаценкин. 1949. Улучшение и использование сенокосов и пастбищ. М.

Коржинский С. И. 1888. Северная граница Черноземно-степной области восточной полосы европейской части России в ботанико-географическом и почвенном отношении. Тр. общ. естествоисп. при Казанск. унив., т. 18, вып. 1.

Коржинский С. И. 1889. Термические наблюдения, произведенные на Кликовском склоне Н. Крыловым и С. Коржинским в 1885 г. (Приложение к предыдущей работе). Тр. общ. естествоисп. при Казанск. унив., т. 19, вып. 6.

Кориева И. Г. 1958. Метод определения проективного покрытия при стационарном исследовании растительности пастбищ. Тр. Инст. ботаники АН Кирг. ССР, вып. 3, Фрунзе.

Коровин Е. П. 1934. Растительность Средней Азии и южного Казахстана. М.—Л.

Корчагин А. А. 1956. К вопросу о характере взаимоотношений растений в сообществе. Сб. «Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения», Изд. АН СССР, М.—Л.

Корчагин А. А. 1060. Определение возраста и длительности жизни лишайников (Полевая геоботаника, II. М.—Л.).

Костин С. И. 1954. Влияние леса на климат. Тр. Инст. леса АН СССР, т. 22, М.

Красильников Н. А. 1958. Микроорганизмы почвы и высшие растения. М.

Краснов А. Н. 1894. Травяные степи северного полушария. Изв. общ. любит. естествозн., антропол. и этногр., 81, СПб.

Краткое руководство для геоботанических исследований в связи с полезащитным лесоразведением и созданием устойчивой кормовой базы на юге европейской части СССР. 1952. Изд. АН СССР, М.

Крашенинников И. М. 1913. К характеристике ландшафтов восточного Забайкалья. (Географические работы. М., 1954).

Крашенинников И. М. 1922. Цикл развития растительности долин степных зон Евразии. Изв. Геогр. инст., вып. 3, СПб.

Крашенинников И. М. 1923. Киргизские степи, как объект ботанико-географического исследования. (Географические работы. М., 1954).

Крашенинников И. М. 1946. Опыт филогенетического анализа некоторых евразиатских групп рода *Artemisia* в связи с особенностями палеогеографии Евразии. Сб. «Материалы по истории флоры и растительности СССР», вып. 2, М.—Л.

Крашенинников И. М. и Н. А. Иванова. 1934. К истории развития растительных ландшафтов Западной Сибири. Землеведение, т. 36, вып. 1.

Крашенинников С. П. 1755. Описание земли Камчатки. СПб.

Крылов А. В. 1949. Преобразованная степь. М.

Крылов П. Н. 1898. Очерк растительности Томской губ. Томск.

Кузнецов В. В. 1951. Что такое проблема биологической продуктивности водоемов и как следует работать над ее решением. Зоол. журн., т. 30, вып. 2.

Куликов К. А. 1957. Об одном неправильном объяснении причин перемещения областей оледенения. Природа, № 7.

Куликов Н. В. 1957. Действие осколков урана на биомассу и структуру экспериментального фитоценоза (культурных растений). Бот. журн., т. 42, № 3.

Культиасов М. В. 1950. Проблема становления жизненных форм у растений. (Проблемы ботаники, т. I. Изд. АН СССР, М.—Л.).

Куминова А. В. 1959. О классификации растительности горных стран на примере Алтая. Материалы по классификации растительности Урала (тезисы докладов), Свердловск.

Куражковский Ю. Н. 1957. Соотношение особенностей действия основных групп факторов среди в экологии. Тр. Воронежск. гос. заповедника, вып. 7.

Куренцов А. И. 1951. В горах Тачин-Гуана. (Из записной книжки уссурийского натуралиста). Владивосток.

Куренцов А. И. 1953. К неведомым вершинам Сихотэ-Алиня. Владивосток.

Кутова Т. Н. 1957. Экологическая характеристика растений зоны временного затопления Рыбинского водохранилища. Тр. Дарвинского гос. заповедника, т. 4, Вологда.

Кюхлер А. 1957. География растений. (Американская география). Перев. с англ. М.).

Лавренко Е. М. 1930. Некоторые наблюдения над корой выветривания в Привальской степи, в Донецком крае (на укр. языке). Тр. Науково-досл. кафедры грунтознавства, т. 1, Харьков.

Лавренко Е. М. 1940. Степи СССР. Сб. «Растительность СССР», т. 2, М.—Л.

Лавренко Е. В. 1947. Об изучении эдификаторов растительного покрова. Сов. ботаника, № 1.

Лавренко Е. М. 1951. О мозаичности степных растительных ассоциаций, связанной с работой ветра и жизнедеятельностью караган. Вопр. географии, сб. 24, М.

Лавренко Е. М. 1952. Микрокомплексность и мозаичность растительного покрова степей как результат жизнедеятельности животных и растений. Тр. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. 3 (Геоботаника), вып. 8, М.—Л.

Лавренко Е. М. 1954. Степи Евразийской степной области, их география, динамика и история. Вопр. ботаники, т. 1, М.—Л.

Лавренко Е. М. 1955а. Обзор французских геоботанических карт, показанных на VIII Международном ботаническом конгрессе в Париже. Бот. журн., т. 40, № 1.

Лавренко Е. М. 1955б. Об изучении продуктивности наземного растительного покрова. Бот. журн., т. 40, № 3.

Лавренко Е. М. 1959. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. (Полевая геоботаника, 1. М.—Л.).

Лавренко Е. М. и В. Д. Александрова. 1957. Отдел геоботаники и его роль в развитии советской геоботаники. (От аптекарского огорода до Ботанического института. М.—Л.).

Лавренко Е. М., В. Н. Андреев и В. Л. Леонтьев. 1955. Профиль продуктивности надземной части природного растительного покрова СССР от тундр к пустыням. Бот. журн., т. 40, № 3.

Лавренко Е. М., А. А. Юнатов. 1954. О задачах ботаников в связи с освоением целинных и залежных земель. Бот. журн., т. 39, № 4.

Ларин И. В. 1930. Краткое пособие по изучению естественных кормов. М.—Л.

Ларин И. В. 1948. Система использования пастбищ. Пастбищеоборот. М.—Л.

Ларин И. В. 1953. Определение почв и сельскохозяйственных угодий по растительному покрову в степи и полупустыне междууречья Волги и Урала. М.—Л.

Ларин И. В. 1956. Луговодство и пастбищное хозяйство. М.—Л.

Ларин И. В., Ш. М. Агабабян, Т. А. Работинов и др. 1950, 1951, 1956. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР, тт. 1—3. Под ред. И. В. Ларина. М.—Л.

Лащак Т. А. 1954. Мокрицы подрода *Hemilepistus* как почвообразователи. Уч. зап. Туркм. гос. унив., вып. 1, Ашхабад.

Лебедев Д. В. 1948. Поляньи и соседние растения. (Новая глава из химической биоценологии). Природа, № 9.

Левина Ф. Я. 1958. Комплексность и мозаичность растительности и классификация комплексов. Бот. журн., т. 43, № 12.

Леонтьев В. Л. 1950. Об определении запасов саксаульников. Бот. журн., т. 35, № 6.

Леонтьев В. Л. 1952. Растения, пригодные для закрепления берегов и дамб Главного Туркменского канала. Бот. журн., т. 37, № 4.

Лесков А. И. 1943. Принципы естественной системы растительных ассоциаций. Бот. журн. СССР, т. 28, № 2.

Ливеровский Ю. А. 1946. О ландшафте равнин южного Приморья и Приамурья и его генезисе. Сб. «Проблемы физ. географии», вып. 12, М.—Л.

Ливеровский Ю. А. 1947. Почвы Амурской лесостепи. Почвоведение, № 7.

Ливеровский Ю. А. и Б. П. Колесников. 1949. Природа южной половины советского Дальнего Востока. М.

Ливеровский Ю. А. и Л. П. Рубцова. 1956. Почвы Зейско-Буреинской равнины и проблема их генезиса. Почвоведение, № 5.

Липмаа Т. М. 1946. О синузиях. Сов. ботаника, № 3.

Лисенков А. Ф. 1957. К вопросу о срастании корней дуба в густых культурах. Бот. журн., т. 42, № 3.

Литвинов Д. И. 1891. Геоботанические заметки о флоре европейской России. СПб.

Л и ч к о в Б. Л. 1945. О горных денудационных поверхностях и их происхождении. Изв. Всес. геогр. общ., т. 77, вып. 4, Л.

Л о п а т и н В. Д. 1954. «Гладкое» болото. (Торфяная залежь и болотные фации). Уч. зап. Ленингр. унив., № 166, сер. геогр. наук, вып. 9

Л у ч и к и З. И. 1935. Трехлетние фенобиологические наблюдения над злаками и осоками Южно-Уссурийского края. Тр. Дальневосточн. филиала АН СССР, сер. бот., т. 1, М.—Л.

Л ы с е н к о Т. Д. 1946. Естественный отбор и внутривидовая конкуренция. Агробиология, № 2.

Л ы с е н к о Т. Д. 1949а. Теоретическое обоснование гнездового способа посева полезащитных лесополос. Лес и степь, № 4.

Л ы с е н к о Т. Д. 1949б. Опытные посевы лесных полос гнездовым способом. Агробиология, № 1.

Л ы с е н к о Т. Д. 1950. Агробиология. М.

Л ы с е н к о Т. Д. 1952. Результаты опытных и производственных посевов лесных полос гнездовым способом в 1949, 1950 и 1951 гг. Агробиология, № 2.

Л ю б с к а я А. Ф. 1956. Подсев трав на лугах. М.

Л ю Х а й - п э н. 1955. Почвы Китая. Сб. «Леса и почвы Китая» (перевод с китайского под ред. Н. П. Ремезова), М.

М а в л я н о в Г. А. 1958. Генетические типы лесов и лесовидных пород центральной и южной частей Средней Азии. Ташкент.

М а к - Д у г о л л В. Б. 1935. Экология растений. Перев. с англ. под ред. В. В. Аleshina. М.

М а к е е в П. С. 1954. О системе природных зон. Изв. Всес. геогр. общ., т. 86, вып. 5, Л.

М а к у ш е н к о Н. А. 1950. Влияние ондатры на водоемы и их биоценозы. Наукові зап. Чернівецького держ. унів., т. 7, сер. біол. наук, вып. 2. Черновици.

М а л е е в В. П. 1931. Растительность района Новороссийск—Михайловский перевал и ее отношение к Крыму. Зап. Гос. Никитск. опытн. бот. сада, т. 13, вып. 1, Ялта.

М а о Ц э - д у н. 1953. Относительно противоречия. Извр. произведения, т. 2. М.

М а р к о в К. К., В. П. Г р и ч у к, Н. С. Ч е б о т а р е в а и др. 1950. Взаимоотношения леса и степи в историческом освещении. Вопр. географии, сб. 23, М.

М а р к о в М. В. 1952. Из истории казанской геоботанической школы. Уч. зап. Казапск. гос. унив., т. 112, кн. 7.

М а р к о в М. В. 1958. О доминантах фитоценоза по работам советских геоботаников. Бот. журн., т. 43, № 4.

М а р к о в М. В. и др. 1955. Флора и растительность пойм рек Волги и Камы в пределах Татарской АССР, ч. 1. Уч. зап. Казанск. гос. унив., т. 115, кн. 1.

М а т я к и н Г. И. 1952. Лесные полезащитные полосы и микроклимат. М.

М а у р и нь А. 1953. Естественные срастания древесных пород одного вида. Агробиология, № 4.

М а х а т а д з е Л. Б. 1950. О некоторых особенностях почв и лесовозобновления в папоротниковой бучине. Изв. АН Арм. ССР, т. 3, № 7, Ереван.

М е д в е д е в С. И. 1954. Особенности распространения некоторых экологических форм насекомых в различных ландшафтно-географических зонах Украины. Зоол. журн., т. 33, вып. 6.

М етодика полевого исследования сырьевых растений. 1948. Изд. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, М.—Л.

М етодика полевых геоботанических исследований. 1938. Изд. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, М.—Л.

М и ль к о в Ф. Н. 1947. О возрасте лесостепного ландшафта и его природе. Вопр. географии, сб. 4, М.

М и ль к о в Ф. Н. 1950. Лесостепь Русской равнины. Опыт ландшафтной характеристики. М.

М и ль к о в Ф. Н. 1951. Рецензия на статьи В. Н. Сукачева и Е. М. Лавренко. Изв. Всес. геогр. общ., т. 83, вып. 4, Л.

М и ль к о в Ф. Н. 1953. Воздействие рельефа на растительность и животный мир. М.

М и ль к о в Ф. Н. 1956. Физико-географический район и его содержание. М.

М и ль к о в Ф. Н. 1957. К методике полевого изучения типов местности и уроцищ. Тр. Воронежск. гос. унив., т. 54.

М и ш у с т и н Е. Н. 1948. Зональность и ее проявление в микробиологических процессах почвы. Природа, № 1.

М и ш у с т и н Е. Н. 1950. Учение Докучаева—Костычева—Вильямса о почве и вопрос о составе микроорганизмов в растительных формациях. Микробиология, т. 19, вып. 1.

Мишустин Е. Н. и В. А. Мирзоева. 1950. Растительные пояса гор и их отражение в составе бактериального населения почвы. Микробиология, т. 19, вып. 4.

Морозов Г. Ф. 1949. Учение о лесе. 7-е изд. (посмертное), М.—Л.

Мотовилов Г. П. 1957. Способы применения лесной типологии в лесоустройстве. (Сукачев В. Н., С. В. Зоин, Г. П. Мотовилов. Методические указания к изучению типов леса. Изд. АН СССР, М.).

Насимович А. А. 1954. Степи Даурии. Записки натуралиста. 3-е изд., Чита.

Насулич Л. Ф. 1958. Физико-географическое районирование Амурской области (Никольская В. В., Д. П. Григорьев, Л. Ф. Насулич. Зейско-Буренская равнина. Изд. АН СССР, М.).

Несвистайлов Н. Г. 1955. Геоботанические исследования при поисках рудных месторождений. Тр. Всес. аэрогеол. треста, вып. 1, М.

Нестеров В. Г. 1949. Использование опыта лесных культур для степного лесоразведения. Агробиология, № 1.

Неуструев С. С. 1922. Почвы и циклы эрозии. Геогр. вестник, т. 1, вып. 2—3.

Неуструев С. С. 1931. Элементы географии почв. 2-е изд., М.—Л.

Никитенко А., В. Бугославский, П. Веденеев. 1952. Значение и роль наземного яруса в жизни и развитии лесного сообщества. Лесное хозяйство, № 9.

Ниценко А. А. 1948. К вопросу о границах растительных ассоциаций в природе. Бот. журн., т. 33, № 5.

Норин Б. Н. 1958. К познанию семенного и вегетативного возобновления древесных пород в лесотундре. Сб. «Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение», вып. 3, М.—Л.

Образцов Б. В. 1956. Зооэкологический очерк района Деркульской станции по полезащитному лесоразведению. Тр. Инст. леса АН СССР, т. 30, М.

Обручев В. А. 1909. К вопросу о происхождении лёсса. Изв. Томск. техн. инст., т. 13, № 1.

Обручев В. А. 1933. Проблема лёсса. Тр. 2-й Междунар. конференции ассоциаций по изучению четверт. периода, вып. 2, М.

Обручев В. А. 1947. Основы геологии. Популярное изложение. М.—Л.

Обручев В. А. 1948. Лёсса как особый вид почвы, его генезис и задачи его изучения. Тр. Почв. инст., т. 27, М.—Л.

Обручев В. А. 1951. Избранные работы по географии Азии, т. 3. М.

Огневский В. В. 1954. Срастание корневых систем в культурах сосны. Лесное хозяйство, № 1.

Одинцова С. В. 1941. Образование селитры в пустыне. ДАН СССР, т. 12, № 8.

Орленко Е. Г. 1955. О взаимоотношениях дуба в густой культуре. ДАН СССР, т. 102, № 4.

Орлов М. М. 1930. Лесная вспомогательная книжка для таксации и технических расчетов. Л.

Павлов Н. В. 1948. Ботаническая география СССР. Алма-Ата.

Палечек А. И. 1927—1928. Опыт определения микроклимата в экспедиционной обстановке. Тр. Биол. н.и. инст. и Бюл. станции при Пермск. гос. унив., т. 1.

Пачоский И. К. 1891. Стадии развития флоры. Вестн. естествозн., т. 8.

Пачоский И. К. 1904. Очерк растительности Днепровского уезда Таврической губернии. Зап. Новоросс. общ. естествозн., т. 26, Одесса.

Пачоский И. К. 1908. Причерноморские степи. Зап. Общ. сельск. хоз. южн. России, т. 78, вып. 7—9, Одесса.

Пачоский И. К. 1917. Описание растительности Херсонской губ. II. Степи. Херсон.

Пачоский И. К. 1921. Основы фитосоциологии. Херсон.

Пачоский Иосиф. 1925. Целинные степи окр. Аскания-Нова. (Федченко Б. А. и В. Л. Некрасова. Ботанико-географический сборник. Л.).

Пенский И. К. 1952. Дикорастущие травы на засоленных землях Мугани. Сов. агрономия, № 9.

Перельман А. И. 1955. Очерки геохимии ландшафта. М.

Петров А. К. 1949. Защитные лесные полосы в борьбе с засухой. Лес и степь, № 1.

Плотников А. А. 1949. К вопросу о взаимоотношениях растений в посевах. Бот. журн. СССР, т. 34, № 6.

Погребняк П. С. 1947. Грунтовая архитектоніка, як чинник родючості. Доповіді АН УРСР, № 3.

Погребняк П. С. 1951а. Исторический анализ развития лесоводственной типологии. Тр. совещ. по лесной типологии, М.

Погребняк П. С. 1951б. Дослідження грунтів і кореневих систем в лісах Полісся Української РСР. Праці Інст. лісівництва, т. 2, Київ.

Погребняк П. С. 1955. Основы лесной типологии. Киев.

Полевая геоботаника, 1959, 1960, тт. I и II. Изд. АН СССР, М.—Л.

Полимпестов А. 1882. Степи юга России были ли искони веков степями и можно ли облесить их? Лесной журн., № 2.

Полынов Б. Б. 1925. Пески Донской области, их почвы и ландшафты. Почвоведение, т. 20, № 1—2.

Полынов Б. Б. 1945. Геохимические ландшафты. Сб. «Вопр. минералогии, геохимии и петрографии», Изд. АН СССР, М.—Л.

Полынов Б. Б. 1953. Учение о ландшафтах. Вопр. географии, сб. 33, М.

Понятовская В. М. 1942. К вопросу об устойчивости многолетних злаково-бобовых травосмесей. Сов. ботаника, № 4—5.

Понятовская В. М. 1958. О методике изучения структуры растительных сообществ. (С обзором англо-американской литературы). Бот. журн., т. 43, № 4.

Поплавская Г. И. 1924. Опыт фитосоциологического анализа растительности целинной заповедной степи Аскания-Нова. Журн. Русск. бот. общ., т. 24.

Попов М. Г. 1940. Растительный покров Казахстана. М.—Л.

Попов М. Г. 1953. О взаимоотношении леса (тайги) и степи в средней Сибири. Бюлл. Моск. общ. исп. природы, новая сер., т. 58, вып. 6.

Попов М. Г. 1957. К вопросу о происхождении тайги. Сб. статей по результатам исследований в области лесного хозяйства и лесной промышленности в таежной зоне СССР, М.—Л.

Попов Т. И. 1914. Происхождение и развитие осиновых кустов в пределах Воронежской губ. (Геоботанический очерк). Тр. Докучаевск. почв. комитета, т. 2, М.

Предварительные программы стационарных комплексных биогеоценотических исследований. 1950. «Землеведение». Сб. Моск. общ. исп. природы, новая сер., т. 3.

Принципы геоботанического районирования (итоги дискуссии). 1940. Тр. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. 3 (Геоботаника), вып. 4, М.—Л.

Прозоровский А. В. 1940а. Полупустыни и пустыни СССР. Сб. «Растительность СССР», т. 2, М.—Л.

Прозоровский А. В. 1940б. Изучение биоценотических взаимоотношений между травянистыми растениями мезофильного и ксерофильного типов. Сов. ботаника, № 5—6.

Прозоровский Н. А. 1940. Краткий учебник геоботаники. М.

Прозоровский Н. А. 1949. Очерк растительного покрова Центрально-черноземных областей. Вопр. географии, сб. 13, М.

Приялухина А. Ф. 1958. О растительности гольцов и подгольцовой полосы Бикино-Иманского водораздела. Бот. журн., т. 43, № 1.

Прияхин И. П. 1947. К вопросу о естественном отборе и внутривидовой конкуренции в лесу. Агробиология, № 1.

Пури Г. С. 1956. Экология растений в Индии. Бот. журн., т. 41, № 3.

Пьявченко Н. И. 1955. Бургистые торфяники. М.

Работнов Т. А. 1945. Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа. Бот. журн. СССР, т. 30, № 4.

Работнов Т. А. 1946. Опыт определения возраста у травянистых растений. Бот. журн. СССР, т. 31, № 5.

Работнов Т. А. 1947. О длительности жизни *Agasylis latifolia* (M. B.) Boiss. и *Libanotis montana* Срг. ДАН СССР, т. 58, № 1.

Работнов Т. А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. 3 (Геоботаника), вып. 6, М.—Л.

Работнов Т. А. 1955. Разногодичная изменчивость лугов. Бюлл. Моск. общ. исп. природы, новая сер., т. 60, вып. 3.

Работнов Т. А. 1959. Что считать лугом? Бот. журн., т. 44, № 1.

Раменский Л. Г. 1925. Основные закономерности растительного покрова. М.

Раменский Л. Г. 1929. Проективный учет и описание растительности. М.

Раменский Л. Г. 1937. Учет и описание растительности. (На основе проективного метода). 2-е изд., М.

Раменский Л. Г. 1938. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.

Раменский Л. Г. 1952а. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники. Бот. журн., т. 37, № 2.

Раменский Л. Г. 1952б. К методике изучения растительности и населяемой ею среды. Бот. журн., т. 37, № 2.

Раменский Л. Г. 1954. Простейшие приемы полевого исследования, методы учета и обработки полевых данных. Сб. «Докл. на совещ. по стац. геобот. исследов.», М.—Л.

Раменский Л. Г., И. А. Цаценкин, О. Н. Чижиков, Н. А. Антипин. 1956. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.

Растительный покров СССР. 1956. Пояснительный текст к геоботанической карте СССР в м. 1 : 4 000 000, тт. 1, 2. Под ред. Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы. М.—Л.

Ревердатто В. В. 1927. О некоторых новых понятиях в фитосоциологии. Изв. Томск. отд. Росс. бот. общ., т. 2, № 1—2.

Ревердатто В. В. 1935. Введение в фитоценологию, ч. 1. Томск.

Ремезов Н. П., Л. Н. Быкова и К. М. Смирнова. 1955. Биологический круговорот азота и зольных элементов в лесных насаждениях. Тр. Инст. леса АН СССР, т. 24, М.

Роговой П. П. 1954. Гидрологическая роль лесов БССР. Тр. Инст. леса АН СССР, т. 22, М.

Родин Л. Е. и Н. И. Базилевич. 1955. О круговороте зольных элементов и азота в некоторых пустынных биогеоценозах. Бот. журн., т. 40, № 1.

Родин Л. Е. и М. М. Голлербах. 1954. Биогеоценозы таежных и их генезис. Вопр. ботаники, т. 2, М.—Л.

Рожнова Т. А. 1959. О методике полевого изучения почв при геоботанических исследованиях. (Полевая геоботаника, 1. М.—Л.).

Розенберг В. А. 1949. Плодоношение пихты белокорой (*Abies nephrolepis*) в южном Приморье. Сб. «Материалы к изуч. природн. ресурсов Дальнего Востока», вып. 1, Владивосток.

Рубцов Н. И. 1950. Новые данные о срастании корневых систем некоторых лесных пород. Агробиология, № 6.

Рулье К. Ф. 1852. Жизнь животных по отношению к внешним условиям. М. (Избр. биол. произведения. Изд. АН СССР, М., 1954).

Руинов Е. В. и Д. Ф. Соколов. 1956. Исследование влияния опада на биохимические и микробиологические процессы в почвах под лесными насаждениями. Тр. Инст. леса АН СССР, т. 30, М.

Рупrecht Ф. 1866. Геоботанические исследования о черноземе. Зап. имп. Акад. наук., вып. 10, СПб.

Рутковский В. И. 1954. Основные итоги работы Всесоюзного научно-исследовательского института лесного хозяйства по изучению гидрологической роли леса. Тр. Инст. леса АН СССР, т. 22, М.

Сахаров М. И. 1950. Элементы лесных биогеоценозов. ДАН СССР, т. 17, № 3.

Северцев Н. А. 1855. Периодические явления из жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии, по наблюдениям в 1844—53 гг. М.

Селиванов И. А. и Н. А. Лапина. 1954. О причинах, вызывающих пятнистость растительного покрова. Уч. зап. Пермск. унив., т. 8, вып. 4.

Серебряков И. Г. 1947. О ритме сезонного развития подмосковных лесов. Вестн. МГУ, № 6.

Серебряков И. Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М.

Синская Е. Н. 1933. Основные черты эволюции лесной растительности Кавказа. Бот. журн. СССР, т. 18, № 5—6.

Слядинев А. П. 1956. Формирование деревьев в биогруппах сосны. Тр. Брянск. лесохоз. инст., т. 7.

Смолов С. П. 1947. Биологические основы луговодства. М.

Смирнов А. М. 1950. Об основах географической науки. Вопр. философии, № 2.

Смирнова К. М. 1952. Потребление и круговорот элементов питания в липняках Мордовского гос. заповедника. Вестн. МГУ, № 6.

Совещание по полезащитному лесоразведению. 1955. Лесное хозяйство, № 3.

Соколов Н. Н. 1959. Геоморфологические наблюдения при геоботанических исследованиях. (Полевая геоботаника, 1. М.—Л.).

Соколов С. И. 1940. Краткий курс почвоведения. М.

Соколов С. Я. 1937, 1938. Успехи советской лесной геоботаники. Сов. ботаника, №№ 6, 1.

Соколов С. Я. 1956. Типы борьбы за существование среди растений. Сб. «Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения», М.—Л.

Солнцев Н. А. 1948. Природный географический ландшафт и некоторые общие его закономерности. Тр. 2-го Всес. геогр. съезда, т. 1, М.

Солицев И. А. 1949. О морфологии природного географического ландшафта. Вопр. географии, сб. 16, М.

Соловьев К. П. 1958. Кедрово-широколиственные леса Дальнего Востока и хозяйство в них. Хабаровск.

Сочава В. Б. 1944. Опыт филоценогенетической систематики растительных ассоциаций. Сов. ботаника, № 1.

Сочава В. Б. 1945а. Фратрии растительных формаций СССР и их филоценогенетия. ДАН СССР, т. 47, № 1.

Сочава В. Б. 1945б. Вопросы истории флоры и растительности СССР. (Хроника заседаний комиссии). Сов. ботаника, № 5.

Сочава В. Б. 1945в. Отрывок из истории геоботаники в России в эпоху 60-х годов. Бот. журн. СССР, т. 30, № 6.

Сочава В. Б. 1946. Вопросы флорогенеза и филоценогенеза маньчжурского смешанного леса. Сб. «Материалы по истории флоры и растительности СССР», вып. 2, М.—Л.

Сочава В. Б. 1952. Основные положения геоботанического районирования. Бот. журн., т. 37, № 3.

Сочава В. Б. 1954. Принципы и задачи геоботанической картографии. Вопр. ботаники, т. 1, М.—Л.

Сочава В. Б. 1955а. К кончине академика И. Подперы. Бот. журн., т. 40, № 1.

Сочава В. Б. 1955б. Впечатления о современном состоянии геоботаники в Чехословакии. Бот. журн., т. 40, № 3.

Сочава В. Б. 1956. Принципы физико-географического районирования. Сб. «Вопр. географии» (для 18-го Междунар. геогр. конгресса), М.—Л.

Сочава В. Б. 1957. Геоботаника и флористика в Румынии. Бот. журн., т. 42, № 3.

Сочава В. Б. 1958. Пути построения единой системы растительного покрова. Тезисы докл. на делегатском съезде Всес. бот. общ., вып. 4, ч. 2, Л.

Станюкович К. В. 1955. Основные типы поясности в горах СССР. Изв. Всес. геогр. общ., т. 87, вып. 3, Л.

Степни ЦЧО. 1931. Сб. под ред. Б. А. Келлера. М.—Л.

Сукачев В. Н. 1904. О ботанико-географических исследованиях в Бузулукском бору Самарской губернии. Тр. опыта. лесничества, вып. 2, СПб.

Сукачев В. Н. 1908. Лесные формации и их взаимоотношения в Брянских лесах. Тр. по лесн. опытн. делу в России, вып. 9, СПб.

Сукачев В. Н. 1926. Болота, их образование, развитие и свойства, Л.

Сукачев В. Н. 1927. К вопросу о борьбе за существование между биотипами одного и того же вида. Юбил. сборник, посвященный И. П. Бородину, Л.

Сукачев В. Н. 1928. Растительные сообщества (введение в фитосоциологию). 4-е изд. (1-е — 1915, 2-е — 1922, 3-е — 1926), М.

Сукачев В. Н. 1931. Руководство к исследованию типов лесов. 3-е изд., М.—Л.

Сукачев В. Н. 1935. Терминология основных понятий фитоценологии. Сов. ботаника, № 5.

Сукачев В. Н. 1938а. Дендрология с основами лесной геоботаники. 2-е изд. (1-е — 1934), М.

Сукачев В. Н. 1938б. Главнейшие попытки из учения о растительном покрове. Сб. «Растительность СССР», т. 1, М.—Л.

Сукачев В. Н. 1941. О влиянии интенсивности борьбы за существование между растениями на их развитие. ДАН СССР, т. 30, № 8.

Сукачев В. Н. 1942. Идея развития в фитоценологии. Сов. ботаника, № 1—3.

Сукачев В. Н. 1944. О принципах генетической классификации в биоценологии. Журн. общей биологии, т. 5, № 4.

Сукачев В. Н. 1945. Биогеоценология и фитоценология. ДАН СССР, т. 47, № 6.

Сукачев В. Н. 1947. Основы теории биогеоценологии. Юбил. сборник, посвященный тридцатилетию Великой Октябрьской социалистической революции, ч. 2, М.—Л.

Сукачев В. Н. 1949. О статьях А. С. Яблокова и Л. И. Качелкина. Лесное хозяйство, № 3.

Сукачев В. Н. 1950а. О некоторых основных вопросах фитоценологии. Сб. «Проблемы ботаники», т. 1, М.—Л.

Сукачев В. Н. 1950б. Некоторые итоги работы и ближайшие задачи Института леса в области лесоведения. Тр. Инст. леса АН СССР, т. 3, М.

Сукачев В. Н. 1952а. О некоторых теоретических основах научно-исследовательских работ по полезащитному лесоразведению. Лесное хозяйство, № 6.

Сукачев В. Н. 1952б. К вопросам теории степного лесоразведения. Лес и степь, № 8.

Сукачев В. Н. 1953. О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений. Бот. журн., т. 38, № 1.

Сукачев В. Н. 1954. Некоторые общие теоретические вопросы фитоценологии. Вопр. ботаники, т. 1, М.—Л.

Сукачев В. Н. 1955. О лесной биогеоценологии и ее основных задачах. Бот. журн., т. 40, № 3.

Сукачев В. Н. 1956. О некоторых современных проблемах изучения растительного покрова. Бот. журн., т. 41, № 4.

Сукачев В. Н. 1957а. Вопросы классификации лесов на Оксфордском лесном конгрессе 1956 г. Бот. журн., т. 42, № 3.

Сукачев В. Н. 1957б. Общие принципы и программа изучения типов леса. (Сукачев В. Н., С. В. Зонин, Г. П. Мотовилов. Методические указания к изучению типов леса. Изд. АН СССР, М.).

Сукачев В. Н. 1958. Рецензия на статью И. Н. Никитина. Бот. журн., т. 43, № 6.

Сукачев В. Н. 1959. Новые данные по экспериментальному изучению взаимоотношений растений. Бюлл. Моск. общ. исп. природы, новая сер., т. 34, № 4.

Сухенко С. Д. 1939. О совместной культуре земляники и смородины в целях борьбы с вымерзанием. Садоводство, № 1.

Талпев В. И. 1900. Руководство к сознательной гербаризации и ботаническим наблюдениям. СПб.

Талпев В. И. 1905. Вопросы о прошлом наших степей и почвоведение. Лесной журн., т. 9.

Танфильев Г. И. 1894. Пределы лесов на юге России. (Географические работы. М., 1953).

Танфильев Г. И. 1895. Болота и торфяники Полесья. (Географические работы. М., 1953).

Танфильев Г. И. 1896. Доисторические степи европейской России. Землеведение, т. 3, вып. 2.

Танфильев Г. И. 1900а. Болота и торфяники (Географические работы. М., 1953).

Танфильев Г. И. 1900б. Опыт перенесения степи в Петербург. Тр. имп. СПб. общ. естествопис., т. 31, вып. 1 и Почвоведение, т. 3, № 1.

Танфильев Г. И. 1911. Пределы лесов в полярной России по исследованиям в тундре Тиманских самоедов (Географические работы. М., 1953).

Тарасов Ф. В. 1957. Типы местности и уроцища территории колхоза «Тихий Дон» Давыдовск. р-на Воронежской области. Тр. Воронежск. гос. унив., т. 54.

Тахтаджян Армен. 1937. Ксерофильная растительность скелетных гор Армении. Тр. Арм. филиала АН СССР, сер. биол., т. 2, Ереван.

Тахтаджян А. Л. 1941. Ботанико-географический очерк Армении. Тр. Бот. инст. Арм. филиала АН СССР, т. 2, Ереван.

Тимофеев-Ресовский Н. В. 1957. Применение излучений и излучателей в экспериментальной биогеоценологии. Бот. журн., т. 42, № 2.

Титов И. А. 1952. Взаимодействие растительных сообществ и условий среды. М.

Тихомиров Б. А. 1953. Безлесие тундры и его преодоление. Бот. журн., т. 38, № 4.

Тихомиров Б. А. 1956а. Некоторые вопросы структуры растительных сообществ Арктики. Сб. «Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения», М.—Л.

Тихомиров Б. А. 1956б. Поездка в Данию. Бот. журн., т. 41, № 7.

Ткаченко М. Е. 1939. Общее лесоводство. М.

Токин Б. П. 1951. Губители микробов — фитонциды. М.

Толмачев А. И. 1953. К вопросу о биогеоценологии. Журн. общей биологии, т. 14, № 4.

Толмачев А. И. 1954. К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. Изд. АН СССР, М.—Л.

Тольский А. П. 1913. К вопросу о влиянии погоды на прирост сосны в высоту. Тр. по лесн. опыты. делу в России, вып. 17, СПб.

Тольский А. П. 1918. Климат сосновых насаждений Бузулукского бора. Метеорологический вестник.

Трибуанская А. Я. 1953. Химические факторы межвидовой борьбы растений. Агробиология, № 3.

Троицкий В. А. 1948. Гидрологическое районирование СССР. Тр. Комиссии АН СССР по ест.-ист. районированию СССР, т. 2, вып. 3, М.—Л.

Тумаджанов И. И. 1937. Геоботанический очерк сосновых лесов Атенского ущелья. Тр. Тбилисск. бот. инст., т. 2.

Тумаджанов И. И. 1938. Леса горной Тупшетии. Тр. Тбилисск. бот. инст., т. 5.

Тюлина Л. Н. 1936. О лесной растительности Анадырского края и ее взаимоотношениях с тундрой. Тр. Аркт. инст., т. 40, М.—Л.

Тюлина Л. Н. 1937. Лесная растительность Хатангского района у ее северного предела. Тр. Аркт. инст., т. 63, М.—Л.

Тумин Г. М. 1926. Борьба с засушливостью при помощи лесных полос в Каменской степи. Воронеж.

Тутковский П. А. 1899. К вопросу о способе образования лесса. Землеведение, кн. 1—2.

Урайнов А. А. 1935. О сопряженности компонентов растительного покрова. Уч. зап. фак. естествозн. Моск. гос. пед. инст., вып. 1.

Флеров А. и Б. Федченко. 1902. Пособие к изучению растительных сообществ средней России. М.

Формозов А. Н., В. И. Осмоловская, К. Н. Благосклонов. 1950. Нтицы и вредители леса. М.

Фридольин В. Ю. 1936. Животно-растительное сообщество горной страны Хибии (Биоценотические исследования) 1930—1935 гг. М.—Л.

Фурсаев А. Д. и Е. К. Кох. 1952. Влияние леса на окружающую естественную травянистую растительность. Уч. зап. Саратовск. гос. унив., т. 29.

Харитонов Г. А. 1949. Влияние полезащитного лесоразведения на влагооборот. Лес и степь, № 1.

Харитонов Г. А. 1958. Агролесомелиорация Средне-русской возвышенности. Воронеж.

Харитонович Ф. Н. 1948. Межвидовая борьба и взаимопомощь в степных лесных насаждениях. Агробиология, № 6.

Харитонович Ф. Н. 1949. Взаимоотношения дуба с другими породами в смешанных насаждениях в степи. Агробиология, № 1.

Хильм Г. Ф. 1955. Биогеофизическая теория и прогноз самоизреживания леса. Изд. АН СССР, М.

Хильм Г. Ф. 1957. Теоретическая биогеофизика леса. Изд. АН СССР, М.

Хоу Се-юй. 1958. Понятие о растительных индикаторах. Тезисы докл. зарубежн. ученых на делегатском съезде Всес. бот. общ., Л.

Хрущев Н. С. 1959. О контрольных цифрах развития народного хозяйства СССР на 1959—65 годы. Тезисы докл. и докл. на XXI съезде КПСС, М.

Цаценкин И. А. 1952. Опыт комплексного геоботанического и почвенного картирования пастбищ и сенокосов в районах Прикаспия с использованием аэрофотоснимков. Бот. журн., т. 37, № 3.

Цветков М. А. 1950. Лесные карты и методика их составления. Изд. АН СССР, М.—Л.

Цинзерлинг Ю. Д. 1932. География растительного покрова северо-запада европейской части СССР. Тр. Геоморф. инст., сер. физ.-геогр., т. 4, М.—Л.

Цинзерлинг Ю. Д. 1938. Растительность болот. Сб. «Растительность СССР», т. 1, М.—Л.

Цыганов М. С. 1952. К вопросу об усыхании степей. Почвоведение, № 4.

Чапский К. К. 1957. Преобразование животного мира СССР. М.

Часовенная А. А. 1951а. К методике изучения корневых систем травянистых растений. Уч. зап. Ленингр. гос. унив., сер. биол., вып. 30.

Часовенная А. А. 1951б. К вопросу о взаимоотношениях между растениями в первых фазах их развития. Уч. зап. Ленингр. гос. унив., сер. биол., вып. 30.

Часовенная А. А. 1955. К методике лабораторных эколого-фитоценологических исследований. Бот. журн., т. 40, № 2.

Чернобровинский С. И. 1956. Биологическая роль растительных выделений и межвидовые взаимоотношения в смешанных посевах. М.

Шалыт М. С. 1946. О фитофенологических спектрах. Сов. ботаника, № 4.

Шалыт М. С. 1950. Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений фитоценозов. Тр. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. 3 (Геоботаника), вып. 6, М.—Л.

Шафер В. 1956. Основы общей географии растений. Перев. с польского под ред. В. Н. Сукачева. М.

Шахов А. А. и И. М. Земцов. 1948. Динамика кормового запаса и химизма растений полупустынных пастбищ. Бюлл. Моск. общ. исп. природы, новая сер., т. 53, вып. 6.

Шевченко С. В. 1952. Прикарпатские пихтовые дубравы и пути их восстановления. Лесное хозяйство, № 9.

Шенников А. П. 1927. Фенологические спектры растительных сообществ. Тр. Волог. обл. с.-х. опытн. станции, т. 2.

Шенников А. П. 1930. Волжские луга Средневолжской обл. Й.

Шенников А. П. 1937. Теоретическая геоботаника за последние 20 лет. Сов. ботаника, № 5.

Шенников А. П. 1938. Луговая растительность СССР. Сб. «Растительность СССР», т. 1, М.—Л.

Шенников А. П. 1941. Луговедение. Л.

Шенников А. П. 1942. Борковская экспериментальная база Ботанического института АН СССР. Сов. ботаника, № 1—3.

Шенников А. П. 1944. Заметки по биологии злаков. Сравнение конкурентных свойств злаков. Сов. ботаника, № 1.

Шенников А. П. 1950. Экология растений. М.

Шенников А. П. 1956а. Заметки о методе классификации растительности по Браун-Бланке. Сб. «Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения», М.—Л.

Шенников А. П. 1956б. Фитоценология на VIII Международном ботаническом конгрессе. Бот. журнал, т. 41, № 1.

Шенников А. П. 1957. О некоторых спорных вопросах классификации растительности. Тезисы докл. на делегатском съезде Всес. бот. общ., вып. 4, ч. 2, Л.

Шенников А. П. 1958. Рецензия на книгу Р. Томазелли. Бот. журн., т. 43, № 11.

Шенников А. П. и Ф. Х. Бахтеев. 1951. К созданию устойчивых агрофитоценозов из многолетних трав. Бот. журн., т. 36, № 6.

Шишова Е. И. 1952. Лукова рослинність району міста Львова и методиїї поліпшення. Наукові зап. Львів. держ. унів. т. 20, вып. 6.

Шмидт В. Э. 1948. Возобновление леса производством густых культур. Агробиология, № 4.

Шинников А. В. 1957. Изменчивость общей увлажненности материков северного полушария. Зап. Геогр. общ. СССР, т. 16, новая сер., М.—Л.

Шоо Р. 1958. История развития растительности Венгрии. Тезисы докл. зарубежн. ученых на делегатском съезде Всес. бот. общ., Л.

Шуровенков Б. Г. 1956. О динамике растительного покрова на разновозрастных залежах. Бот. журн., т. 41, № 6.

Эйтинген Г. Р. 1951. Задержание осадков под пологом леса. Лес и степь, № 8.

Юновидов А. П. 1952. К познанию внутривидовых взаимоотношений в лесу. Лесное хозяйство, № 8.

Ярошенко Г. Д. 1929. Сосна и дуб Армении. Ереван.

Ярошенко Г. Д. 1933. Ход роста в высоту восточного бука в Армении. Киро-вакан.

Ярошенко П. Д. 1931. Результаты изучения микрогруппировок некоторых ассоциаций на летних пастбищах Азербайджанской ССР. Баку.

Ярошенко П. Д. 1934. Микро- и макроструктура растительного покрова. Тр. Азерб. филиала АН СССР, т. 5, Баку.

Ярошенко П. Д. 1938. Развитие альпийского ковра в условиях средней горной зоны. Сов. ботаника, № 1.

Ярошенко П. Д. 1939. Восточная граница влажных субтропиков в Грузии. (Геоботаническое районирование предгорной полосы Имеретии). Изв. Всес. геогр. общ., т. 71, вып. 4, Л.

Ярошенко П. Д. 1940. К истории высокогорной растительности Кавказа. Изв. Арм. филиала АН СССР, вып. 4—5, Ереван.

Ярошенко П. Д. 1942а. О сменах растительности в лесной области Закавказья. Изв. Арм. филиала АН СССР, вып. 7, Ереван.

Ярошенко П. Д. 1942б. Опыт классификации травянистой высокогорной рас- тительности Кавказа. Изв. Арм. филиала АН СССР, вып. 1—2, Ереван.

Ярошенко П. Д. 1942в. О таксономии растительного покрова в условиях пе- строй мозаики горных стран. Бот. журн. СССР, т. 27, № 1—2.

Ярошенко П. Д. 1946. О сменах растительного покрова. Бот. журн. СССР, т. 31, № 5.

Ярошенко П. Д. 1947. О филогении лютиков в связи с эволюцией фитоценозов. Изв. Арм. филиала АН СССР, вып. 6, Ереван.

Ярошенко П. Д. 1948. К характеристике ранневесеннего аспекта субальпий- ских высокотравий. ДАН Арм. ССР, вып. 4, Ереван.

Ярошенко П. Д. 1949. Очередные задачи геоботаники в свете мичуринского учения. Наукові зап. Львів. держ. унів., т. 16, вып. 5.

Ярошенко П. Д. 1951. О природной динамике верхней границы леса в Карпатах. ДАН СССР, т. 78, № 1.

Ярошенко П. Д. 1953. Основы учения о растительном покрове. 2-е изд. (1-е — 1950), М.

Ярошенко П. Д. 1955. О сходстве разнотравно-аруцицеплевых сообществ Приханайской равнины с некоторыми типами прерий. Сообщ. Дальневост. филиала АН СССР, вып. 8, Владивосток.

Ярошенко П. Д. 1956. Смены растительного покрова Закавказья в их связи с почвенно-климатическими изменениями и деятельностью человека. Изд. АН СССР, М.—Л.

Ярошенко П. Д. 1958а. К вопросу о генезисе растительности Зейско-Буреинской равнины. Сб. «Вопр. сельск. и лесного хоз. Дальнего Востока», вып. 2, Владивосток.

Ярошенко П. Д. 1958б. К изучению горизонтального расчленения растительного покрова. Бот. журн., т. 43, № 3.

Ярошенко П. Д. 1958в. Классификация сенокосов и пастбищ Приморского края. Тезисы докл. на сессии Дальневост. филиала АН СССР 1957 г., Владивосток.

Ярошенко П. Д. 1959а. К вопросу о классификации степей. Материалы по классификации растительности Урала (тезисы докладов), Свердловск.

Ярошенко П. Д. 1959б. О некоторых закономерностях в зональности растительного покрова Дальнего Востока. Тезисы докл. четвертой научной конференции Дальневост. унив., Владивосток.

Ярошенко П. Д. и Н. Ф. Григорян. 1941. Субтропический Мегри. Тр. Бот. инст. Арм. филиала АН СССР, т. 3, Ереван.

Ярошенко П. Д. и Е. И. Дженюк. 1951. Значение весового анализа подстилки при характеристике лесных ценозов. ДАН СССР, т. 81, № 1.

Яхонтов В. В. 1955. Артроподоценоз люцернового поля на севере Узбекистана. Зоол. журн., т. 34, вып. 2.

Aichinger E. 1949. Grundzüge der forstlichen Vegetationskunde. Berichte d. forstw. Arbeitsgemeinschaft a. d. Hochschule für Bodenkultur in Wien.

Aichinger E. 1951a. Vegetationsentwicklungstypen als Grundlage unserer land- und forstwirtschaftlichen Arbeit. Angewandte Pflanzensoziologie. Veröff. des Inst. für angew. Pflanzensoziologie des Landes Kärnten, 1, Wien.

Aichinger E. 1951b. Soziationen, Assoziationen und Waldentwicklungstypen. Angewandte Pflanzensoziologie. Veröff. des Inst. für angew. Pflanzensoziologie des Landes Kärnten, 1, Wien.

Aichinger E. 1952a. Die Rotbuchenwälder als Waldentwicklungstypen. Angewandte Pflanzensoziologie. Veröff. des Inst. für angew. Pflanzensoziologie des Landes Kärnten, 5, Wien.

Aichinger E. 1952b. Fichtenwälder und Fichtenforste als Waldentwicklungstypen. Angewandte Pflanzensoziologie. Veröff. des Inst. für angew. Pflanzensoziologie des Landes Kärnten, 7, Wien.

Aichinger E. 1954. Statistische und dynamische Betrachtungen in der pflanzensoziologischen Forschung. Actuelle Probleme der Pflanzensoziologie. Veröff. des geobot. Inst. Rübel in Zürich, 29, Bern.

Andreaszky G. 1954. Essai sur uno systeme phylogenetique des groupements végétaux. Annales historicoo-naturales Musei nationalis Hungarici (Series nova), 5, Budapest.

Becking R. W. 1957. The Zürich-Montpellier school of phytosociology. Bot. review, v. 23, № 7.

Bharucha F. R. a. Y. Satyanarayan. 1954. The problem of calcicolous plants. Festschrift für E. Aichinger zum 60 Geburtstag, 1, Wien.

Braun E. L. 1935. The undifferentiated deciduous forest climax and the association segregate. Ecology, v. 16, № 3.

Braun E. L. 1950. Deciduous forests of Eastern North America. Philadelphia-Toronto, Blakiston.

Braun E. L. 1955. The phytogeography of unglaciated Eastern United States and its interpretation. Lancaster, Pa.

Braun-Blanquet J. 1921. Prinzipien einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage. Jahrb. St. Gall. Nat. Ges., 57.

Braun-Blanquet J. 1925. Die Brachypodium ramosum-Phlomis lychnitis Assoziation der Roterdeböden Südfrankreichs. Festband Carl Schroeter. Veröff. des geobot. Inst. Rübel in Zürich, 3, Bern.

Braun-Blanquet J. 1933. Prodrome des groupements végétaux, Fasc. 1. Montpellier.

Braun-Blanquet J. 1951. Pflanzensoziologie. 2-e Aufl. (1-e — Berlin, 1928), Wien.

Braun-Blanquet J. 1952. Les groupements végétaux de la France Méditerranéenne. Montpellier.

Braun-Blanquet J. u. M. Moor. 1938. Verband des *Bromion erecti*. Prodromus der Pflanzengesellschaften, Fasc. 5. Montpellier.

Brockmann-Jerosch H. 1907. Die Flora des Puschlav und ihre Pflanzen-gesellschaften. Leipzig.

Brockmann-Jerosch H. u. E. Rübel. 1912. Die Einteilung der Pflanzen-gesellschaften. Zürich.

Brown Dorothy. 1954. Methods of surveying and measuring vegetation. Bull. 42 Commonwealth Bureau of pastures and field crops, Hurley, Berks.

Cain S. A. 1939. The climax and its complexities. American Midland Naturalist, v. 21, № 1.

Cain S. A. 1947. Characteristics of natural areas and factors in their development. Ecol. Monogr., v. 17, № 2.

Cain S. A., M. Nelson a. W. McLean. 1937. *Andropogonetum Hempsteadi* a Long Island grassland vegetation type. American Midland Naturalist, v. 18, № 3.

Cajander A. K. 1926. The theory of forest types. Acta For. Fenn., 29.

Cajander A. K. 1949. Forest types and their significance. Acta For. Fenn., 56.

Carpenter I. R. 1939. The Biome. American Midland Naturalist, v. 21, № 1.

Churchill E. D. a. H. C. Hansson. 1958. The concept of climax in arctic and alpine vegetation. Bot. review, v. 24, № 2—3.

Clements F. E. 1916. Plant succession. An analysis of the development of vegetation. Carnegie Inst. Wash. Pub. 242.

Clements F. E. 1922. Principles and methods in bio-ecology. Year Book Carnegie Inst. Wash., 21.

Clements F. E. 1928. Plant succession and indicators. N. Y.

Clements F. E. 1934. The relict method in dynamic ecology. Journ. of Ecology, v. 22, № 1.

Clements F. E. 1936. Nature and structure of the climax. Journ. of Ecology, v. 24, № 1.

Clements F. E. a. G. W. Goldsmith. 1924. The phytometer method in ecology. Carnegie Inst. Wash. Pub. 356.

Clements F. E. a. V. E. Shelford. 1946. Bio-Ecology. Second print. (1-st—1939), N. Y.

Clements F. E., J. E. Weaver a. H. C. Hansson. 1929. Plant competition an analysis of community functions. Carnegie Inst. Wash. Pub. 356.

Conard H. S. 1939. Plant associations on land. American Midland Naturalist, v. 21, № 1.

Cooper W. S. 1957. Sir Arthur Tansley and the science of ecology. Ecology, v. 38, № 4.

Cottam G. a. J. T. Curtis. 1949. A method for making rapid surveys of woodlands by means of pairs of randomly selected trees. Ecology, v. 30, № 1.

Cottam G. a. J. T. Curtis. 1956. The use of distance measures in phytosociological sampling. Ecology, v. 37, № 3.

Cowles H. C. 1899. The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. Bot. Gazette, 27.

Cowles H. C. 1901. The physiographic ecology of Chicago and vicinity. Bot. Gazette, 31.

Curtis J. T. 1955. A prairie continuum in Wisconsin. Ecology, v. 36, № 4.

Curtis J. T. a. H. C. Greene. 1949. A study of relict Wisconsin prairies by the species-presence method. Ecology, v. 30, № 1.

Curtis J. T. a. R. P. McIntosh. 1951. An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. Ecology, v. 32, № 3.

Dansereau P. 1957. Biogeography on ecological perspective. N. Y.

Daubenmire R. F. 1954. Vegetation classification. Actuelle Probleme der Pflanzensoziologie. Veröff. des Geobot. Inst. Rübel in Zürich, 29, Bern.

Diegs L. 1929. Pflanzengeographie. 3-e Aufl., Berlin u. Leipzig.

Drude O. 1890. Handbuch der Pflanzengeographie. Stuttgart.

Du-Rietz G. E. 1921. Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. Wien.

Du-Rietz G. E. 1930. Vegetationsforschung auf soziationsanalytischer Grundlage. Handb. der biol. Arbeitsmeth, B. 11, № 5.

Du-Rietz G. E. 1936. Classification and nomenclature of vegetation units. Svensk. Bot. Tidsskr., 30.

Du-Rietz G. E. 1949. Huvudenheter och huvudgränser i svensk myrvegetation. Svensk. Bot. Tidsskr. 43.

D u - R i e t z G. E. 1954. Vegetation analysis in relation to homogeneity and size of sample areas. Huitième Congrès International de Botanique, sect. 7. «Phytogeographie», Paris.

D u - R i e t z G. E., Th. F r i e s, H. O s w a l d u. T. T e n g w a l l. 1920. Gesetze der Konstitution natürlicher Pflanzengesellschaften. Flora och Fauna, 7.

D z i u b a l t o w s k i S. 1925. Les associations steppiques sur le plateau de la petite Pologne et leurs successions. Acta Soc. Bot. Poloniae, t. 3, № 2.

E g l e r F. E. 1942. Vegetation as an object of study. Philosophy of Science, 9.

E g l e r F. E. 1947. Arid southeast Oahu vegetation, Hawaii. Ecol. Monogr., v. 17, № 4.

E g l e r F. E. 1951. A commentary on american plant ecology on the textbooks of 1947—1949. Ecology, v. 32, № 4.

E g l e r F. E. 1954. Philosophical and practical considerations of the Braun-Blanquet system of phytosociology. Castanea. Journ. of South. Appalachian Bot. Club, v. 19, № 2.

E l l e n b e r g H. 1950, 1952, 1954. Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie, B. 1—3. Stuttgart.

F l a h a u l t Ch. u. C. S c h r ö t e r. 1910. Phytogeographische Nomenklature. Reports et propositions. Zürich.

F l o r e k K., S. L u k a s z e w i c z, S. P e r k a l, H. S t e i n h a u s, S. Z u b r z y cki. 1951. Taksonomia Wrocławska. Przegląd antropologiczny, 17, Poznań.

F u n k e G. L. 1943. The influence of *Artemisia absinthium* on neighbouring plants. Blumea, 5.

G a m s H. 1918. Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Vierteljahrsschr. der Naturforsch. Gesellsch. in Zürich, 63.

G a m s H. 1927. Von den Follatères zur Dent de Morcles. Vegetationsmonographie aus dem Wallis. Bern.

G a m s H. 1954. Vegetationssystematic als Endziel oder Verständigungsmittel? Actuelle Probleme der Pflanzensoziologie. Veröff. des geobot. Inst. Rübel in Zürich, 29, Bern.

G a u s s e n H. 1954. Geographie des plantes. Ed. 2, Paris.

G l e a s o n H. A. 1936. Is the sinusia an association? Ecology, v. 17, № 3.

G l e a s o n H. A. 1939. The individualistic concept of the plant association. American Midland Naturalist, v. 21, № 1.

G o o d a l l D. W. 1952. Quantitative aspects of plant distribution. Biol. review, v. 27, № 2.

G o o d a l l D. W. 1953. Objective methods for the classification of vegetation. 1. The use of positive interspecific correlation. Austral. Journ. of Botany, v. 1, № 3.

G r e i g - S m i t h P. 1957. Quantitative plant ecology. London.

G r i e s e b a c h A. 1866. Die Vegetation der Erde. Leipzig.

G r i g g s F. 1934. The edge of the forest in Alaska and the reasons for its position. Ecology, v. 15, № 2.

G r ü m m e r G. 1953. Die gegenseitige Beeinflussung höherer Pflanzen-Allelopathie. Biol. Zentralblatt, B. 72, H. 9—10.

H a n s o n H. C. 1958. Principles concerned in the formation and classification of communities. Bot. review, v. 24, № 2—3.

H a n s o n H. C. a. W. W h i t m a n. 1938. Characteristiks of major grassland types in western North Dacota. Ecol. Monogr., v. 8, № 1.

H a r d a v S e g e r s t a d F. 1924. Sydsvenska florans växtgeografiska huvudgrupper. Malmö.

H a s s e n t e u f e l W. 1954. Zur Bedeutung der Pflanzensoziologie für die Wildbach- und Lawinenverbauung. Festschrift für E. Aichinger zum 60 Geburtstag, 2, Wien.

H e c k e H. 1951. Versuch einer vegetationskundlichen Erfassung der Grundlagen des Obstbaues in Kärnten. Angewandte Pflanzensoziologie, 2, Wien.

H e e r O. 1835. Die Vegetationsverhältnisse des südöstlichen Teiles des Kanton Glarus. Mitt. Geb. theor. Erdkunde, 1, Zürich.

H e u e r J. 1948. Vergleichende Untersuchungen an den Föhrenbeständen des Pfymwaldes (Wallis). Beitr. geobot. Inst. Rübel, 28.

H o p k i n s B. 1957a. The concept of minimal area. Journ. of Ecology, v. 45, № 2.

H o p k i n s B. 1957b. Pattern in the plant community. Journ. of Ecology, v. 45, № 2.

H o s o k a w a T. 1953. On the nomenclature of aerosynusiae. Proceed. of seventh internat. bot. congress in Stockholm in 1950, Uppsala.

H u l t R. 1885. Blekinge vegetation. Medd. Soc. pro Fauna et Flora Fenn., 12.

H u l t R. 1887. Die alpinen Pflanzenformationen des nördlichsten Finnlands. Medd. Soc. pro Fauna et Flora Fenn., 16.

H u m b o l d t A. 1805. Essais de géographie botanique. Paris.

J a c c a r d P. 1912. The distribution of the flora in the alpina zone. New Phytol., 11.

Kerner von Marilaun A. 1863. Das Pflanzenleben der Donauländer. Innsbruck.

Klika J. 1948. Rostlinna sociologie (Fytocoenologie). Praha.

Klika J. 1955. Nauka o rostlinnych společenstvach (Fytocoenologie). Praha.

Knapp R. 1948. Die Pflanzengesellschaften Mitteleuropas. Stuttgart.

Knapp R. 1954. Experimentelle Soziologie der höheren Pflanzen, B. 1. Stuttgart.

Knapp R. 1955. Über die Beständigkeit der Artenzusammensetzung von Pflanzen-  
gesellschaften. Fedde's Repert., B. 58, H. 1–3, Berlin.

Kuoch R. 1957. Vegetationskundliche Schulen. Mitt. Schweiz. Anstalt für das forstl.  
Versuchswesen, v. 32, № 8.

Kornas J. 1958. Recenzia na knihu P. Tomazelli. Wiadomosci bot. (Kwartalnik),  
t. 2, № 3.

Kowal T. i E. Kuzniiewski. 1958. Metoda dendrytowa i sposob jej stosowania.  
Wiadomosci bot. (Kwartalnik), t. 2, № 3.

Lippmaa T. 1939. The unistratal concept of plant communities (the unions). American  
Midland Naturalist, v. 21, № 1.

Livingston B. E. a. F. T. McLean. 1916. A living climatological instrument.  
Science, 43.

Livingston R. B. 1952. Relict prairie communities in central Colorado. Ecology,  
v. 33, № 1.

Lorenz J. R. 1858. Allgemeine Resultate aus der pflanzengeographischen und  
genetischen Untersuchungen der Moore im präalpinen Hügellande Salzburgs. Flora, 41,  
Regensburg.

Lorenz J. R. 1860. Bericht über die Bedingungen der Aufforstung und Kultivierung  
des croatischen Karstgebirges. Wien.

Lüdi W. 1936. Experimentelle Untersuchungen an alpiner Vegetation. Ber. der  
Schweiz. Bot. Gesellsch., 46, Bern.

Lüdi W. 1939–1940. Die Veränderungen vor Dauerflächen in der Vegetation des  
Alpengartens Schinigeplatte innerhalb der Jahrzehnts von 1928/29–1938/39. Ber. über  
das geobot. Forschungsinst. Rübel, Zürich.

Malin J. C. 1956. The grassland of North America (Prolegomena to its history). Lawrence.

Matusziewicz A. 1955. Stanowisko systematyczne i tendencje rozwojowe  
dąbrow białowieskich. Acta Soc. Bot. Pol., t. 24, № 2.

Matusziewicz Wl. i M. Polakowska. 1955. Materiały do fitosocjologicznej systematyki białobrowi mieszanych w Polsce. Acta Soc. Bot. Poloniae, t. 24, № 2.

Mc Dougall W. B. 1949. Plant ecology. 4 ed., Philadelphia.

Meijer Drees E. 1953. A tentative design for rules of phytosociological nomenclature. Vegetatio, v. 4, № 4.

Meusel H. 1940. Die Grasheiden Mitteleuropas. Versuch einer vergleichender pflan-  
zengeographischer Gliederung. Bot. Arch., 41.

Meusel H. 1954. Über die umfassende Aufgabe der Pflanzengeographie. Actuelle  
Probleme der Pflanzensoziologie. Veröff. des geobot. Inst. Rübel in Zürich, 29,  
Bern.

Meusel H. 1957. Fortschritte der pflanzengeographischen Forschung in China. Wiss.  
Martin Luther Univ. Halle-Wittenberg. Math.-naturwiss. Reihe, № 6.

Möbius K. 1877. Die Auster und die Austerwirtschaft. Berlin.

Morison C. G. T. 1948. Tropical soil-vegetation catenas and mosaics. Journ. of  
Ecology, v. 36, № 1.

Motyka J. 1951. Nove metody v polskiej geobotanice. Bratislava.

Nordhagen R. 1954. Vegetation units in the mountain areas of Scandinavia. Ve-  
röff. des geobot. Inst. Rübel in Zürich, 29, Bern.

Obminski Z. 1956. Biocenoza lasu. Warszawa.

Osting H. J. 1956. The study of plant communities. 2 ed., San Francisco.

Ovington J. D. 1950. The afforestation of the Culbin sands. Journ. of Ecology,  
v. 38, № 2.

Ovington J. D. 1954, 1955, 1956, 1958. Studies of the development of woodland  
conditions under different trees. Journ. of Ecology, v. 42, № 1; v. 43, № 1; v. 44,  
№ 1; v. 46, № 2.

Paczoski J. 1951. Dzieła wybrane. Warszawa.

Paschinger V. 1954. Zur Statik und Dynamik der Höhengrenzen in der Ostalpen.  
Festschrift für E. Aichinger zum 60 Geburtstag, 2, Wien.

Podpera J. 1935. Ein Vergleich zwischen den mitteleuropäischen und russischen  
Steppen. Zesde Intern. Bot. Congress Proceed., 2, Leiden.

Poore M. E. D. 1956. The use of phytosociological methods in ecological investi-  
gations. Discussion of phytosociological problems. Journ. of Ecology, v. 44, № 1.

Puri G. S. 1959a. The concept of climax in forest botany of India. Proceed. of Intern. Bot. Congress Montreal, 2, Toronto.

Puri G. S. 1959b. Vegetation of India, its past, present and future. Proceed. of Intern. Bot. Congress Montreal, 2, Toronto.

Pușcariu D., E. Pușcariu-Soroceanu, A. Pauca, I. Serbanescu. Al. Beldie и др. 1956. Pașunile alpine din Muntii Bucegi. București.

Ruankiaer C. 1916. Om Bladstorrelsens Anvendelse iden biologiske Plantgeografi. Bot. Tidsskr., B. 34., № 5.

Ruankiaer C. 1918. Über das biologische normalspectrum. Det. kgl. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Meddelerel, 1, Kobenhavn.

Ruankiaer C. 1934. Life forms of plants and statistical plant geography. N. Y.

Regel C. 1950. Dynamik von Klima und Pflanzendecke in Nordeuropa Ber. über das geobot. Forschungsinst. Rübel, Zürich.

Richards P. W. 1945. The floristic composition of primary tropical rain forest. Biol. review, v. 20, № 1.

Rübel E. 1922. Geobotanische Untersuchungsmethoden. Berlin.

Rübel E. 1925. Alpenmatten-Ueberwitterungsstadien. Festband Carl Schröter. Veröff. des geobot. Inst. Rübel in Zürich, 3, Bern.

Rübel E. 1930. Pflanzengesellschaften der Erde. Bern—Berlin.

Rübel E. 1935. The replaceability of ecological factors and the law of the minimum. Ecology, v. 16, № 3.

Scamoni A. 1955. Einführung in die praktische Vegetationskunde. Berlin.

Scharfetter R. 1922. Klimarhythmik, Vegetationsrhythmik und Formationsrhythmik. Oest. bot. Zeitschr., 7—9.

Schimper A. F. W. 1898. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena.

Schimper A. F. W. u. F. C. von Faber. 1935. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. 3-e Aufl., Jena.

Schroeter C. 1926. Das Pflanzenleben der Alpen. 2-e Aufl., Zürich.

Schwickert M. 1954. Lokale Charakterarten-geographische Differentialarten. Actuelle Probleme der Pflanzensoziologie. Veröff. des geobot. Inst. Rübel in Zürich, 29, Bern.

Sendtner O. 1860. Die Vegetationsverhältnisse des Bayerischen Waldes nach den Grundsätzen der Pflanzengeographie. München.

Shantz H. L. 1945. Frederic Edward Clements. Ecology, v. 26, № 4.

Shelford V. E. 1913. Animal communities in temperate America as illustrated in the Chicago region. Chicago.

Sir Arthur Tansley. 1958. Obituary. Journ. of Ecology, v. 46, № 1.

Sjörs H. 1956. Nordisk växtgeografi. Stockholm.

Soo R. 1954. Angewandte Pflanzenzönologie und Kartographie in Ungarn. Festschrift für E. Aichinger zum 60 Geburtstag, 1, Wien.

Soo R. 1955. La vegetation de Batorliget. Acta bot. Acad. Sc. Hungaricae, t. 1, № 3—4, Budapest.

Soo R. 1957a. Conspectus des groupements vegetaux dans les bassins Carpatiques. Acta bot. Acad. Sc. Hungaricae, t. 3, № 1—2, Budapest.

Soo R. 1957b. Systematische Übersicht der pannonischen Pflanzengesellschaften. Acta bot. Acad. Sc. Hungaricae, t. 3, № 3—4, Budapest.

Soo R. 1958. Botanikal Kongresszus Leningradban. A Szovjetunio föbb növenytani intézményei. Bot. közl. köt., 47.

Steiger T. L. 1930. Structure of prairie vegetation. Ecology, v. 11, № 1.

Szafer W., B. Pawłowski, S. Kulczyński. 1923. Zespoli roślin w Tatrach. Cracovie.

Tansley A. G. 1920. The classification of vegetation and the concept of development. Journ. of Ecology, v. 8, № 2.

Tansley A. G. a. T. F. Chipp. 1926. Aims and methods in the study of vegetation. London.

Tansley A. G. 1946. Introduction to plant ecology. London.

Tansley A. G. 1947. The early history of modern plant ecology in Britain. Journ. of Ecology, v. 35, № 1—2.

Tolpa St. 1950. Rosliny nacyryniowe jeziora Charzynowa. Jezioro Charzynovo Cz., 1, Warszawa.

Tomasselli R. 1956a. Introduzione allo studio della fitosociologia. Milano.

Tomasselli R. 1956b. Fitossociologia e unita della vegetazione. Atti dell'istituto botanico dell'Universita Pavia, ser. 5, v. 12, № 2.

Tüxen R. 1937. Die Pflanzengesellschaften Nordwestdeutschland. Mitt. flor soc. Arbeitsgem. in Niedersachsen, 3, Hannover.

V i s h e r S. S. 1946. Seasonal precipitation range in the United States. *Ecology*, v. 27, № 1.

V i s h e r S. S. 1949. American dry seasons: their intensity and frequency. *Ecology*, v. 30, № 3.

W a l t e r H. 1954. Klimax und zonale Vegetation. *Festschrift für E. Aichinger zum 60 Geburtstag*, 1, Wien.

W a r r e n - W i l s o n J. 1952. Vegetation patterns associated with soil movement on Jan Mayen island. *Journ. of Ecology*, v. 40, № 2.

W a t t A. S. 1947. Pattern and process in the plant community. *Journ. of Ecology*, v. 35, № 1—2.

W a t t A. S. 1955. Bracken versus heather, a study in plant sociology. *Journ. of Ecology*, v. 43, № 2.

W e a v e r J. E. 1931. Who's who among the prairie grasses. *Ecology*, v. 12, № 4.

W e a v e r J. E. 1954. North American prairie. London.

W e a v e r J. E. a. W. E. B r u n e r. 1954. Nature and place of transition from true prairie to mixed prairie. *Ecology*, v. 35, № 2.

W e a v e r J. E. a. J. W. C r i s t. 1924. Direct measurement of water loss from vegetation without disturbing the normal structure of the soil. *Ecology*, v. 5, № 1.

W e a v e r J. E. a. F. E. C l e m e n t s. 1938. *Plant ecology*. N. Y.

W e a v e r J. E. a. R. W. D a r l a n d. 1948. Changes in vegetation and production of forage resulting from grazing lowland prairie. *Ecology*, v. 29, № 1.

W e a v e r J. E. a. T. J. F i t z p a t r i c k. 1934. The prairie. *Ecol. Monogr.*, v. 4, № 3.

W e n d e l b e r g e r G. 1951. Das vegetationskundliche System Erwin Aichingers und seine Stellung im pflanzensoziologischen Lehrgebäude Braun-Blanquets. *Angewandte Pflanzensoziologie*. Veröff. des Inst. für angew. Pflanzensoziologie des Landes Kärnten, 1, Wien.

W e n d e l b e r g e r G. 1954. Steppen, Trockenrasen und Wälder des pannonicischen Raumes. *Festschrift für E. Aichinger zum 60 Geburtstag*, 1, Wien.

W h i t t a k e r R. H. 1953. A consideration of the climax theory: the climax as a population and pattern. *Ecol. Monogr.*, v. 23, № 1.

W h i t t a k e r R. H. 1956. Vegetation of the Great Smoky Mountains. *Ecol. Monogr.*, v. 26, № 1.

W i l c z y n s k i T. 1930. Roslinność pasma Czarnohory. *Krajobrazy Rosl. Polskiei*, № 17.

W i l l d e n o w C. 1792. *Grundriss der Kräuterkunde*. Berlin.

W i l l i a m s C. B. 1947. The logarithmic series and the comparison of island floras. *Proc. Linn. Soc. Lond.*, 158.

W i l l i a m s C. B. 1949. Jaccard's generic coefficient and coefficient of floral community, in relation to the logarithmic series and the index of diversity. *Ann. Bot. Lond.*, v. 5, № 43.

Z e l l e r O. 1953. Ökologische Obstsortengruppen und ihre Bedeutung für eine standortsgemäße Planung im Obstbau. *Obstbau*, №№ 72, 45, 75, 126, Ludwigsburg.

Z o l l e r H. 1954. Die Arten der *Bromus erectus*-Wiesen des Schweizer Juras. Veröff. des geobot. Inst. Rübel in Zürich, 28—29, Bern.

Z ó l y o m i B. 1954. Phytocénologie et la sylviculture en Hongrie (Communication préliminaire). *Acta bot. Acad. Sc. Hungaricae*, t. 1, № 1—2, Budapest.

Z ó l y o m i B., P. J a k u c z, Z. B a r a t h u. A. H o r á n s z k y. 1955. Forstwirtschaftliche Ergebnisse der geobotanischen Kartierung im Bükkgebirge. *Acta bot. Acad. Sc. Hungaricae*, t. 1, № 3—4, Budapest.



6616067 58.353  
地植物学 1966.7 674

58.856  
植物学 1966.7 674

67.4  
植物学 72.1.18

4.1.856 978 674  
7 1984.9.21 27日

58.856  
674

6616067

统一书号：13031·2216  
定价：[科六] 2.90 元

本社书号： 3367·13-8